Aus der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Johannes-Gutenberg-Universität zu Mainz.

Physiologische Untersuchungen über die Bedeutung des Ventraltubus und die Atmung der Collembolen.

Von

Herbert Ruppel.

Mit 18 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung und Problemstellung	430
Material und Methode	431
Ergebnisse	434
Versuche über die Bedeutung des Ventraltubus als Haftorgan	434
Versuche über die Aufgabe des Ventraltubus beim Sprung	439
Versuche über die Bedeutung des Ventraltubus bei der Wasseraufnahme	442
Versuche über die Bedeutung des Ventraltubus bei der Atmung	445
Versuche über die Kohlensäureresistenz der Collembolen	453
Untersuchungen über die Atmung der Collembolen in einer Luftblase unter Wasser	459
Diskussion	465
Zusammenfassung der Ergebnisse	467
Literaturverzeichnis	468

Zunächst möchte ich vornehmlich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. v. BUDDENBROCK, danken, der mir in meiner Studienzeit den Sinn und die Liebe zur zoologischen Wissenschaft eröffnete. Ferner gilt mein Dank Herrn Dozent Dr. SCHALLER, der mich in meiner Arbeit durch Rat und Tat unterstützte, und nicht zuletzt Herrn Oberstudiendirektor Dr. STREBEL aus Zweibrücken für die wichtigste Literatur, die die vorliegenden Probleme anschneidet, und vor allem dafür, daß er mich über Herrn Dozent Dr. SCHALLER auf das Ventraltubusproblem aufmerksam machte.

Einleitung und Problemstellung.

Bisher war die Bedeutung des Ventraltubus (VT.) der Collembolen noch ungeklärt. Zahlreiche Forscher machten schon lange den Versuch, der Existenz des VT. eine physiologische Bedeutung zuzulegen, meist jedoch, ohne durch das Experiment ihre Ansicht zu bekräftigen.

WILLEM faßte die Meinungen über die Funktion des VT. erstmalig zusammen, und es ist erstaunlich, wie mannigfaltig die Aufgaben sind, die ihm zugeschrieben werden. Würde der VT. alle die ihm zugelegten Funktionen ausüben, er wäre ein Universalorgan. Es ist daher von vornherein sicher, daß die eine oder andere Auffassung früher oder später als unzutreffend erklärt werden muß.

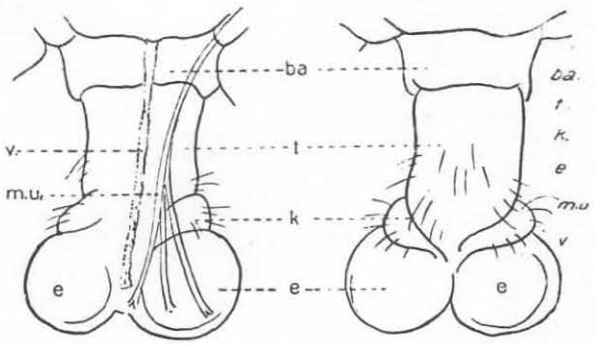

Abb. 1. ba. Basalplatte. t. Tubuszylinder. k. Tubuskragen. e. Endbläschen. m.u. Muskelbündel. v. Ventralrinne.

HOFFMANN gibt an, daß LATREILLE und KOLENATI den VT. für eine Art Generationsorgan hielten, nach BURMEISTER ist er ein Stützapparat. BOURLET teilt ihm drei Funktionen zu, die eines Haftorgans, die eines Federapparates, der die Wirkung des Sprunges abschwäche, und endlich die einer Vorrichtung zum Feuchthalten der Sprunggabel und der Rinne, in der sie ruht. REUTER hält ihn bei *Isotoma* und *Sminthurus* für ein Organ der Wasseraufnahme. SOMMER und SCHÖTT hingegen halten den Tubus für ein Sekretionsorgan. Er soll ein Schutzsekret gegen Nässe produzieren.

Am meisten ist die Meinung vertreten, der VT. sei ein Haftorgan (BOURLET, DE OLFERS, LUBBOK, TULLBERG, DE GEER, NICOLET, STREBEL). Andere halten ihn vergleichbar mit den ausstülpbaren Bläschen der übrigen Apterygoten für ein Atmungsorgane. UZEL, HAASE, WILLEM, PROWAZEK lassen neben der Atmungsfunktion noch die Adhäsionswirkung gelten.

Nach HOFFMANN ist der Bau des unpaaren Organs an der Ventralseite des ersten Abdominalsegmentes durch eine Verschmelzung und Umwandlung ursprünglich vorhandener Abdominalextremitäten zu erklären.

Abb. 1 möge in etwas schematischer Weise den Aufbau des VT. der arthropleonen Arten *Orchesella* und *Tomocerus* verdeutlichen.

In seiner Längserstreckung gliedert er sich in den Tubuszylinder mit festem Chitinmantel und die ihm terminal aufsitzende Endblase. Letztere kann, da sie eine dehnbare dünne Membran besitzt, durch Blutdruck geschwellt werden, so daß sie sich in prallem Zustand deutlich vom Zylinder absetzt. In dieser Phase kann auch gut eine Zweiteilung der Endblase erkannt werden, dergestalt, daß sich seitlich von der Mediane links und rechts eine besonders vorgewölbte Hemisphäre abzeichnet. Dies macht verständlich, daß man in der Literatur den Endabschnitt des VT. einmal als Endblase, dann wieder als Endbläschen (Mehrzahl) bezeichnet findet. Zwischen Blase und Tubuszylinder schiebt sich durch deutliche Faltung des Chitinmantels das sogenannte Kragenstück ein. In dieses kann die Endblase durch Muskelkraft zurückgezogen werden. Die Muskelstränge inserieren vornehmlich an der Innenseite der beiden Blasenhemisphären und bewirken durch Kontraktion ein aktives Zurückziehen, wohingegen das Ausstülpen allein durch erhöhten Blutdruck erzielt wird. Weniger wichtig in diesem Zusammenhang ist die sogenannte Ventralrinne, die an der dem Kopf zugewandten Seite in der Körpermediane das Zylinderstück bis zu den Endbläschen durchläuft.

Unter den oben geschilderten Funktionen, die dem VT. zugeschrieben wurden, kommt der Haftfunktion die größte Wahrscheinlichkeit zu. Verschiedene Beob-

achtungen, auf die ich in späteren Kapiteln noch eingehe, sprachen schon entschieden dafür, daß die Aufgabe des VT. Festheften an glatten Wänden ist.

Die Tatsache, daß die arthropleonen Collembolen mit einer Ausnahme, *Actaletes*, des Tracheensystems, sowie sonstiger spezifischer Atmungsorgane entbehren, also auf Hautatmung angewiesen sind, macht es außerdem wahrscheinlich, daß das äußerst dünnhäutige und stark durchblutete Endbläschen des VT. für die Atmung in Frage kommt.

In der neueren französischen Literatur trifft man wieder auf die Auffassung, der VT. sei ein Organ zur Wasseraufnahme.

Die Aufgabe der vorliegenden Arbeit war, Licht in das VT.-Problem zu bringen. In der nun folgenden Untersuchung sind vor allem die drei letztgenannten Hypothesen experimentell geprüft worden.

Es ergab sich ganz von selbst, daß bei den Versuchen über die Bedeutung des VT. bei der Atmung, ganz allgemein interessierende atemphysiologische Probleme sich eröffneten, die ebenfalls, soweit es der Rahmen der Arbeit zuließ, bearbeitet werden konnten.

So erhob sich die Frage, ob Collembolen gegen höhere CO_2-Konzentration besonders widerstandsfähig wären. Wie wir wissen, ist die Umgebung, in der die Tiere leben, besonders die Bodencollembolen — in Dunghaufen und oberflächennahen Erdschichten — besonders reich an Kohlensäure.

Ferner war interessant die Frage nach der Atmungsgröße und -intensität, und wie weit der Sauerstoff in einer abgeschlossenen Luftmenge maximal zur Atmung ausgenutzt wird. Dabei wurde in den Versuchen immer auch auf das Verhalten des VT. geachtet.

Weiterhin wurde die Frage aufgeworfen, auf welche Weise Collembolen, besonders die im Boden lebenden Arten, längere Überschwemmungen und andauernde Platzregen, ohne dabei zu ersticken, überstehen.

All diese Probleme wurden experimentell zu lösen versucht und, wie ich glaube, recht interessante Resultate erzielt.

Material und Methode.

Zur Lösung des VT.-Problems benutzte ich die relativ großen Collembolen *Orchesella villosa* (Geoffr.), *O. cincta* (Lubb.) und *Tomocerus vulgaris* (Tllbg.). Für ihre Wahl bestimmte mich auch ihr häufiges Auftreten im Universitätsgelände.

Ich fing die Tiere mit Hilfe eines Exhaustors am Boden eines Akazienwäldchens (*Robinia pseudacacia*) zwischen Laub, das auch von anderen Stellen des Mainzer Universitätsgeländes dorthin zusammengefahren wurde. Die eingefangenen Tiere wurden sorgfältig in 3 Zylindergläser nach den verschiedenen Arten sortiert.

Ich legte keinen Wert auf die Zucht der Tiere, sondern verwandte stets frisch gefangene oder nur wenige Tage gehaltene Tiere. Trotzdem konnte ich vornehmlich bei *Tomocerus* nach einiger Zeit einen starken Nachwuchs konstatieren, der jedoch gut von frisch gefangenen großen Tieren zu unterscheiden war.

Die Zylindergläser hatten einen Durchmesser von 10 cm und eine Höhe von etwa 12 cm. Bedeckt wurden sie durch einen lose aufliegenden Glasdeckel. Der Boden der Gläser wurde mit festgestampfter Erde von oben geschilderter Fangstelle ausgekleidet und mit etwas altem Laub bedeckt. Ferner wurde darauf gesehen, daß die Gefäße stets die nötige Feuchtigkeit hatten. Gefüttert wurden die Tiere mit rohen und gekochten Kartoffelstückchen, späterhin auch mit algenbewachsenen Rindenstückchen, die nach kurzer Zeit oft restlos abgeweidet waren. Ältere Futterreste wurden vor dem Verschimmeln immer beseitigt.

Für die vergleichenden atemphysiologischen Untersuchungen verwandte ich außerdem *Onychiurus armatus* (Tllbg.), eine Art, die relativ klein ist und in tieferen Bodenschichten und in Dunghaufen lebt.

Die Tiere stammten aus einem Komposthaufen, der sich vorwiegend aus altem Laub, vermischt mit Küchenabfällen und Pferdemist, zusammensetzte. Ich suchte die Tierchen an meiner Arbeitsstätte mit Hilfe eines Aquarellpinsels direkt aus dem Laub und benutzte sie dann sofort zu den Versuchen.

Ich suchte nun der Lösung des VT.-Problems dadurch näher zu kommen, daß ich das Verhalten der Tiere, denen ich den VT. wegoperierte oder zumindest gebrauchsunfähig machte, beobachtete und mit dem Verhalten normaler Tiere verglich. Zur Operation kamen nur die großen Arten *Orchesella* und *Tomocerus* in Betracht.

Das optische Hilfsmittel, das mir die Exstirpation des VT. ermöglichte, war ein einfaches Binokular mit 30facher Vergrößerung.

Zur Exstirpation des VT. war es unbedingt nötig, die Tiere in eine unverrückbare Lage zu bekommen und während dieser Zeit bewegungslos und reizunempfindlich zu halten. Als vorübergehendes Narkotikum wurde Äther benutzt. Den Tierchen wurde ein Zylindergläschen übergestülpt, auf dessen Boden ein mit Äther getränkter Wattebausch festgeklemmt war. Die nach unten sinkenden Ätherdämpfe brachten dann das Tier nach kurzem heftigem Springen zum Fall. Nach wenigen Sekunden war das Tier für meine Zwecke hinreichend betäubt. Danach wurde es mit Hilfe zweier Pinselchen, die eine Beschädigung des Tieres während des Transportes ausschlossen, auf meinen „Operationstisch" gebracht.

Dieser bestand in der Hauptsache aus einem 5 cm breiten Uhrglas, das ich mit der konvexen Seite nach oben unter das Binokular brachte. Lag das Tier auf dem Scheitelpunkt des Uhrglases mit der Bauchseite nach oben, so wurde es in seiner Rückenlage durch ein Haar festgehalten, das ich ihm senkrecht zur Körperachse über die Ventralseite spannte. Das Haar wurde links und rechts von dem Tier durch zwei pfenniggroße Kittklümpchen am Uhrglas befestigt.

Leichtes Aufdrücken und Verschieben der Kittklümpchen unter gleichzeitiger Beobachtung durch das Binokular erlaubten mir, geringe Spannungsregulationen des Haltehaares vorzunehmen, ohne dabei das Tier im geringsten zu verletzen (Abb. 2).

Die Operationsmethode selbst machte mir im Anfang sehr viel Kopfzerbrechen. Die durchschnittliche Größe der Tierchen, 4 mm etwa, macht es verständlich, daß nur äußerst diffizile Methoden zur Anwendung kommen konnten, um eine 100%ige Entfernung des nicht einmal 0,5 mm

großen VT. zu gewährleisten. In zahlreichen Vorversuchen probierte ich verschiedene Operationsmöglichkeiten durch.

Zum befriedigenden Erfolg führte folgende Methode: Aus Mangel an einer sehr feinen Pinzette war ich gezwungen, mir selbst eine solche unter dem Binokular auf einem Ölstein zuzuschleifen. Die Spitze wurde äußerst fein geschliffen, der dahinterliegende, sich allmählich verbreiternde Teil relativ kurz gehalten, damit er beim Erwärmen gut die Hitze speicherte.

Die Operation bestand nun einfach darin, daß ich die Spitze der Pinzette über einer Spiritusflamme erwärmte und dann damit den VT. zusammenquetschte. Von einer eigentlichen Exstirpation kann also bei dieser Methode keine Rede sein.

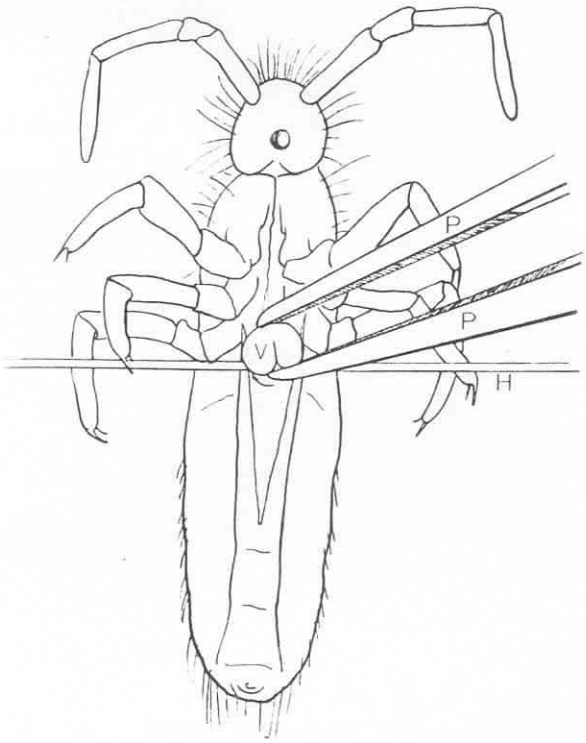

Abb. 3.

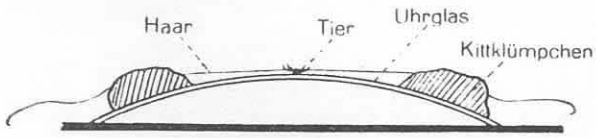

Abb. 2.

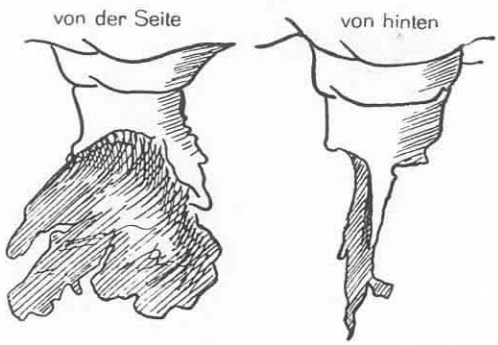

Abb. 4.

Abb. 2.
Abb. 3. H. Haltehaar. P. Pinzette. V. Ventraltubus.
Abb. 4. Ventraltubus nach der Operation. Die Endblase ist vollständig zerstört.

Durch das Erhitzen der Pinzette bewirkte ich vor allem den Verschluß und das Verkleben entstandener Wundöffnungen, durch das Zusammendrücken verhinderte ich eine weitere Blutzufuhr. Völlig zerstört wurde jedoch das Endbläschen, wie Abb. 4 zeigt. Den Vorgang der Operation veranschaulicht Abb. 3.

Die Sterblichkeit betrug bei dieser Methode immer noch ungefähr 50%.

Die operierten Tiere wurden in Petrischalen gehalten, deren Boden den gleichen Belag aufwies wie die Behälter der normalen Tiere.

Die Tiere wurden spätestens einen Tag nach der Operation für die Versuche benutzt. Um Schwächungen durch einen vorausgegangenen Versuch, und um dadurch Fehlerquellen zu vermeiden, durchlief jedes Tier nur einen Versuch, dann wurde es ausgeschaltet.

Ich konnte operierte Tiere im Höchstfalle bis zu 3 Wochen am Leben halten. War die Operation gut verlaufen, sprangen und liefen die Tiere genau so lebhaft wie normale.

Auf die Methode und Apparatur, die ich in meinen Versuchen anwandte, komme ich an geeigneter Stelle zu sprechen.

Ergebnisse.

Versuche über die Bedeutung des Ventraltubus als Haftorgan.

Eine Reihe von Beobachtungen zufälliger Art, teils in freier Natur, teils in Zuchtbehältern, sprechen dafür, dem VT. die Aufgabe eines Adhäsionsorgans zuzuschreiben. So berichtet STREBEL z. B.:

„Im November 1933 saugte ich im Freien an einem kalten Vormittag (—3 bis +2° C, nachts unter 0° C) mit sehr hoher Luftfeuchtigkeit Collembolen mit einem Exhaustor von einem Kiefernstamm ab. Dabei sprang mir eine *Dicystomina minuta* außen auf das Glasrohr des Exhaustors. Als ich dieses ein wenig neigte, kam das Tier, das von der Kälte etwas erstarrt war, auf der gewölbten Glasfläche ins Gleiten. Es fiel auf die Seite und kam in die Gefahr abzurutschen. Unter diesen Umständen — nicht vorher und nicht nachher! — streckte es die VT.-Schläuche aus und hielt sich damit am Glas fest. Dies wiederholte sich mehrmals hintereinander. Ich habe keinen Zweifel daran, daß auch im Freileben der VT. den Collembolen wertvolle Dienste als Haftorgan leistet."

Dagegen ist FALKENHAN gerade entgegengesetzter Meinung. Er schreibt:

„Dem VT. der Collembolen kommt sicher keine Adhäsionsfunktion zu, wie es bisher allgemein angenommen wurde. Er dient vielmehr ausschließlich der Atmung."

Überzeugend bewiesen, etwa durch experimentell-physiologische Untersuchungen, hat FALKENHAN seine Ansicht nicht. Zu ihrer Bekräftigung betonte er lediglich, daß für Collembolen ein Adhäsivorgan kaum nötig sei, da sie sehr wohl in der Lage wären, an glatten Flächen ohne Mitwirkung des VT. zu laufen, ja sogar mit dem Rücken nach unten an Deckenflächen zu klettern. Außerdem seien Flächen von der Glätte einer Glasscheibe in freier Natur nicht zu überwinden.

Gegen diese Behauptung muß ich ganz entschieden Stellung nehmen. Ich bezweifele die Abwesenheit von Flächen, die in der Glätte einer Glasscheibe gleichkommen im Freiland und halte sie für häufiger, als man im allgemeinen anzunehmen geneigt ist. Mögen sie in ihrer Flächenausdehnung einer Glasscheibe auch nicht entsprechen, so gibt es doch kleine Stellen genug, die durch ihre Glätte die Tiere in Gefahr bringen, abzugleiten (Bruch- und Kristallflächen vieler Steine, wie Quarz, Spate, dann die glatte Epidermis der Laub- und Blütenblätter und der Früchte).

Beim Beobachten der Tiere auf glatter Glasscheibe fällt zunächst auf, daß die VT.-Säckchen nur dann ausgestülpt werden, wenn das Tier sich in Ruhe befindet. Allein diese Tatsache läßt schon die Adhäsionsfunktion des Organs vermuten, denn solange das Tier läuft, ist logischerweise kein Festheften des VT. möglich.

Nicht selten konnte ich auch bei meinen Tieren beobachten, daß sie an der Deckenscheibe spazieren gingen. Plötzlich wurde das Bläschen ausgestülpt, und das Tier ruderte mit allen Beinen gleichzeitig wild umher, so daß man deutlich den Eindruck hatte, es hinge nur am VT. fest. Gelang es ihm durch diese offensichtlichen Suchbewegungen nicht, mit den Klauen neue Unebenheiten des Glases zu fassen,

fiel es nach einiger Zeit ab. Oft genug kam es dabei auch vor, daß bei diesen Strampelbewegungen das Tier durch einen plötzlichen Abstoß 180° und noch mehr um die Achse, an der es gleichsam am VT. hing, gedreht wurde.

Leider gelang es mir nicht, nach Versengen oder Abschneiden der Extremitätenspitzen, das Tier zum Ausstülpen und Anheften der Bläschen zu bringen, so daß es eindeutig am VT. gehangen hätte. Sehr wahrscheinlich ist der Vorgang so, daß beim Normaltier durch ein erstes Abgleiten die Klauenspitzen oder die ihnen benachbarten Keulenhaare gereizt werden, und daraufhin das Ausstülpen der Bläschen erfolgt.

Über den Mechanismus des Anheftens der Endbläschen gehen die Meinungen der einzelnen Forscher, die den VT. für ein Adhäsionsorgan halten, noch auseinander:

Nach Hoffmann sehen Bourlet, de Olfers, Lubbok und Tullberg in der Funktion der Endbläschen ein Ansaugen ähnlich dem eines Saugnapfes, während andere für die Haftwirkung ein von den Endbläschen ausgeschiedenes Sekret verantwortlich machen.

Willem erkannte zuerst, daß den am terminalen Ende der Bläschen sitzenden spindelförmigen Zellen keine Drüsenfunktion zukommt, wie lange Zeit geglaubt wurde, sondern daß sie nur zur Erzeugung der hier sehr dünnen Chitinmembran dienen.

Hoffmann will nun in seiner morphologischen Arbeit nachgewiesen haben, daß bei *Tomocerus plumbeus* L. das den Endbläschen anhaftende Sekret den vorher für Speicheldrüsen gehaltenen paarigen Kopfdrüsen entstammt, indem es von dort aus durch die Ventralrinne, eine teils offene, teils geschlossene Röhre von kapillaren Ausmaßen an der Bauchseite entlang zu den Endbläschen des Tubus geleitet wird.

Nun machte schon Strebel bei *Hypogastrura purpurascens*, *Tomocerus minor* und *Sminthurinus niger* eine interessante Beobachtung. Diese 3 Arten gebrauchen den VT. nur bei feuchter Unterlage oder relativ hoher Luftfeuchtigkeit. Trifft letzteres zu, so braucht die Unterlage selbst nicht unbedingt feucht zu sein.

Seine Beobachtungen erwiesen sich auch bei den von mir untersuchten Arten als zutreffend. Diese Tatsache, daß die Endbläschen nur bei Anwesenheit von Feuchtigkeit des Untergrundes oder der Luft zum Ausstülpen kommen, dagegen im Trocknen selbst auf die Gefahr hin, das Tier abrutschen zu lassen, nicht angeheftet werden, läßt den Schluß zu, daß die Feuchtigkeit überhaupt erst Vorbedingung zur Funktion des ganzen Haftvorganges ist.

Ich bin deshalb der Meinung, daß das Anheften ein reiner Adhäsionsvorgang im eigentlichen Sinne ist, zumal ich in der Nähe der Haftstelle stets die Unterlage mit mikroskopisch kleinen Wassertropfen übersät sah.

Die Form eines Saugnapfes, sowie eine wesentliche Beihilfe durch klebrige Sekrete, halte ich deshalb für ausgeschlossen, weil sonst der Haftvorgang auch in trockener Umgebung vonstatten gehen müßte. Da nun die Tiere zum Leben sowieso relativ hohe Luftfeuchtigkeit benötigen, ist diese Vorbedingung zum Haften des VT. im natürlichen Lebensraum stets gegeben.

Durch folgende sehr einfache Methode ist es mir gelungen, die Hypothese, der VT. diene zur Anheftung, endgültig zu bestätigen:

Ich konstruierte mir einen Apparat, der in der Hauptsache aus 2 Glasplatten bestand, die mittels eines Scharniers gleich den Blättern eines Buches gegeneinander bewegt werden konnten. Den Winkel, den die beiden Ebenen zueinander hatten, maß ich mit einem Winkelmesser, der senkrecht zur Spurlinie fest an der Kopfseite des Apparates montiert war. Die eine Glasscheibe lag fest auf der Tischebene, die andere wurde mit einer Schnur, die oben über eine Rolle führte, reibungslos bewegt.

Ich wollte nun sehen, bei welchem Winkel die auf oben geschilderte Weise operierten Tiere sich im Vergleich zu Normaltieren auf schiefer Ebene halten konnten.

Leider erwies sich die Anlage aus folgenden Gründen als Fehlkonstruktion: Erstens sprangen die Tiere meist schnell aus dem Versuchsfeld. Sie mußten wieder eingefangen und neu aufgesetzt werden; nach wenigen Augenblicken waren sie wieder weggesprungen und in kurzer Zeit so geschwächt, daß sie für weitere Versuche untauglich waren. Ein weiterer Grund war der, daß die Unterlage sowie die umgebende Atmosphäre nicht gleichmäßig feucht gehalten werden konnten.

Demzufolge änderte ich den Apparat dahingehend ab, daß ich statt der offenen Glasebenen einen geschlossenen Glasbehälter von Quadergestalt mit vollkommen ebenen Seitenwänden an einer kurzen Seitenkante frei drehbar anfertigen ließ (Abb. 5).

Das Glaskästchen war etwa 10 cm lang, 5 cm breit und 3 cm hoch. Die in Ruhelage nach oben gerichtete Seite war offen und mit einem Glasschliff, der eingefettet ein luftdichtes Aufpressen des Deckels gestattete, versehen. Der übrige Vorgang ist jetzt aus der Abbildung ersichtlich. Als schiefe Ebenen dienten mir jetzt die parallel zueinander verlaufenden größten Seitenwände des Glaskästchens, indem ich mit einem verschiebbaren Winkelmesser jeweils den Winkel, den sie mit

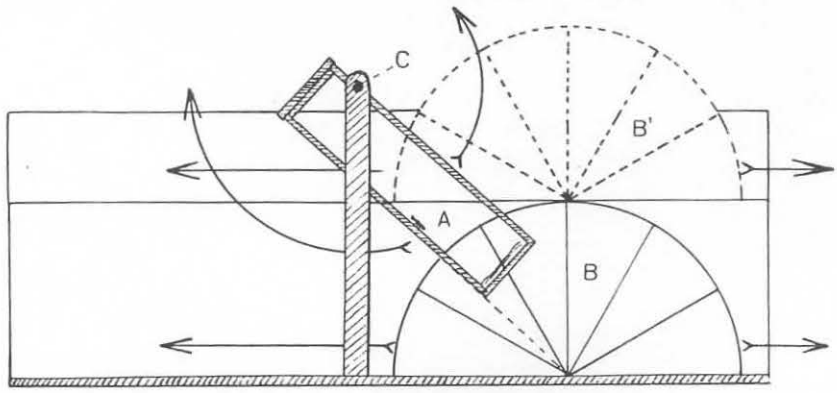

Abb. 5. A Glaskästchen. B und B′ Winkelmesser. C Drehpunkt.

der Tischebene einnahmen, maß. Gedreht wurde der Kasten durch Anziehen feiner Schnüre, die an ihm befestigt waren und, um ein gleichmäßiges Ziehen zu gestatten, über 2 Rollen liefen.

Die oben geschilderten Mängel, die die Glasplatten hatten, waren jetzt ganz beseitigt. Die Feuchtigkeit im Innenraum hielt ich dadurch konstant, daß ich die der Öffnung gegenüberliegende Seite mit einer dünnen Lage Filtrierpapier bedeckte, die ich genau 1 Stde. vor Versuchsbeginn mit 3 Tropfen (mit der Pipette abgemessen) Wasser tränkte. Nach vollkommen luftdichtem Abschließen des Kästchens hatte ich im Innenraum bei gleicher Außentemperatur ein Maß von Luftfeuchtigkeit hergestellt, das ich vor jedem Versuch in derselben Weise in annähernd gleicher Quantität wieder herstellen konnte.

Aus einer Reihe operierter Tiere suchte ich frühestens nach 4 Stdn. einige aus, die sich im Laufen und Springen von normalen Tieren nicht unterscheiden ließen. Nachdem sie eingesetzt waren, wurde der Kasten durch Anziehen bzw. Nachlassen der Schnüre langsam und gleichförmig gedreht. Kam der Zeitpunkt des Abgleitens, so wurde die Schwenkung sofort unterbrochen und sogleich der Winkel abgelesen,

den die betreffende Gleitfläche mit der Tischebene bildete. Eine entsprechende Meßreihe stellte ich genau so mit Normaltieren auf, wobei ich streng darauf achtete, daß die normalen Vergleichstiere ungefähr dieselbe Größe der vorher benutzten operierten hatten.

Da die Meßreihen relativ gleichförmig waren, seien für jede Tierart die Meßwerte eines normalen und operierten Tieres herausgegriffen (Tab. 1a, b u. c).

Ein Blick auf die Tabellen läßt deutlich erkennen, daß der VT. unbedingt als Haftorgan angesehen werden muß.

Während bei normalen Tieren — hatten sie sich erst einmal mit dem VT. festgesetzt — das Glaskästchen in den meisten Fällen mehrere Male ganz um seine eigene Achse gedreht werden konnte, ohne daß die Tiere abglitten, kamen die operierten Tiere in den seltensten Fällen über eine Grenze von 55° hinaus ohne vorher, abzurutschen. Dies gilt für alle drei von mir untersuchten Arten.

Rutschten normale Tiere schon vor einer Drehung von 180° ab, so geschah dies meist, wenn sie im Laufen überrascht wurden, also offenbar nicht genügend Zeit fanden, den Tubus in Funktion treten zu lassen. Dabei geschah es nicht selten, daß die Tiere einige Zentimeter abrutschten, dann sich aber durch plötzliches Ausstülpen der Endbläschen einen neuen Halt gaben und in dieser festsitzenden Haltung ohne weiteres auf 180°, also in frei hängende Deckenlage, gedreht werden konnten.

Tabelle 1a.

Orchesella villosa, Normaltier				*Orchesella villosa*, operiertes Tier	
Gradzahl	abgerutscht = + nicht abgerutscht = —	Beihilfe des VT. = + Keine Beihilfe des VT. = —	Situation des Tieres im Zeitpunkt des Rutsches	Abgerutscht bei Gradzahl	Situation des Tieres im Zeitpunkt des Rutsches
180	—	+	festsitzend	50	sitzend
180	—	+	festsitzend	53	sitzend
180	—	+	festsitzend	45	sitzend
45	+	—	laufend	44	sitzend
180	—	+	festsitzend	48	sitzend
48	+	—	laufend	48	sitzend
180	—	+	festsitzend	32	sitzend
180	—	+	festsitzend	51	sitzend
180	—	+	festsitzend	24	laufend
180	—	+	festsitzend	23	laufend
180	—	+	festsitzend	32	sitzend
180	—	+	festsitzend	47	sitzend
180	—	+	festsitzend	24	laufend
180	—	+	festsitzend	43	sitzend
23	+	—	laufend	48	sitzend
180	—	+	festsitzend	47	sitzend
180	—	+	festsitzend	38	sitzend
52	+	—	laufend	45	sitzend
180	—	+	festsitzend	45	sitzend
180	—	+	festsitzend	47	sitzend

Tabelle 1b.

Orchesella cincta, Normaltier				*Orchesella cincta*, operiertes Tier	
Gradzahl	abgerutscht = + nicht abgerutscht = —	Beihilfe des VT. = + Keine Beihilfe des VT. = —	Situation des Tieres im Zeitpunkt des Rutsches	Abgerutscht bei Gradzahl	Situation des Tieres im Zeitpunkt des Rutsches
180	—	+	festsitzend	51	sitzend
180	—	+	festsitzend	50	sitzend
180	—	+	festsitzend	26	weggesprungen
180	—	+	festsitzend	39	weggesprungen
180	—	+	festsitzend	45	laufend
180	—	+	festsitzend	46	sitzend
180	—	+	festsitzend	48	sitzend
180	—	+	festsitzend	52	weggesprungen
180	—	+	festsitzend	54	weggesprungen
90	+	+	festsitzend	42	laufend
180	—	+	festsitzend	44	sitzend
180	—	+	festsitzend	41	weggesprungen
180	—	+	festsitzend	28	laufend
180	—	+	festsitzend	42	laufend
26	+	—	laufend	48	sitzend
180	—	+	festsitzend	71	sitzend
180	—	+	festsitzend	54	sitzend
32	+	—	laufend	54	sitzend
180	—	+	festsitzend	50	sitzend

Tabelle 1c.

Tomocerus vulgaris, Normaltier				*Tomocerus vulgaris*, operiertes Tier	
Gradzahl	abgerutscht = + nicht abgerutscht = —	Beihilfe des VT. = + Keine Beihilfe des VT. = —	Situation des Tieres im Zeitpunkt des Rutsches	Abgerutscht bei Gradzahl	Situation des Tieres im Zeitpunkt des Rutsches
100	+	+	festsitzend	48	laufend
180	—	+	festsitzend	44	laufend
180	—	+	festsitzend	54	sitzend
180	—	+	festsitzend	38	sitzend
46	+	—	laufend	45	sitzend
90	+	+	festsitzend	47	weggesprungen
180	—	+	festsitzend	59	sitzend
45	+	?	festsitzend	62	weggesprungen
180	—	+	festsitzend	46	sitzend
80	+	—	festsitzend	29	laufend
180	—	+	festsitzend	52	sitzend
60	+	—	laufend	34	sitzend
49	+	—	laufend	42	sitzend
180	—	+	festsitzend	47	sitzend
180	—	+	festsitzend	47	weggesprungen
180	—	+	festsitzend	31	laufend
160	+	+	festsitzend	48	laufend
180	—	+	festsitzend	34	laufend
180	—	+	festsitzend	44	sitzend
180	—	+	festsitzend	37	laufend

Orchesella cincta benahm sich insofern etwas außer der Reihe, als die operierten Tiere — in die Gefahrenzone des Abrutschens gebracht — sich sehr oft durch ein Wegspringen vor dem Abgleiten retteten.

Daß es keinem der operierten Tiere gelang, ohne abzugleiten, sich an einer senkrechten oder überhängenden Fläche zu halten, liegt wahrscheinlich an der vollkommen ebenen Beschaffenheit der Seitenwände des Kästchens, zumal sie vor Versuchsbeginn jedesmal peinlichst mit Chromschwefelsäure von Schmutz und anhaftendem Fett befreit und anschließend längere Zeit durch fließendes Wasser abgespült wurden.

Strebel war es schon früher gelungen, den VT. bei 4 Exemplaren der Art *Tomocerus minor* vollständig zu zerstören. Er schreibt:

„Ich beobachtete bei ruhigem Sitzen an senkrechter oder schiefer Wand bei einem der Tiere immer wieder ein Abgleiten. Die anderen Tiere konnten das Abgleiten nur durch besondere und sicher anstrengende Beinhaltung — Ausstrecken eines oder mehrerer Beine statt Anziehen in die Ruhehaltung — verhindern."

Auch ich beobachtete bei operierten Tieren dieses krampfhafte Festklammern an schiefer Wand, wobei durch das Ausspreizen der Beine der ganze Körper im Vergleich zur Normalhaltung wesentlich der Unterlage genähert wurde.

Versuche über die Aufgabe des Ventraltubus beim Sprung.

Die Beobachtung lehrt, daß es für Collembolen ein leichtes ist, von unten her eine glatte Glasfläche anzuspringen. ohne dabei von derselben sofort wieder abzufallen. Die Tiere hängen also nach dem Sprung frei mit der Dorsalseite nach unten an der Deckenfläche, und zwar ist zu sehen, daß der VT. immer sofort nach dem Aufsprung als Haftorgan in Tätigkeit tritt.

Wie ich mit dem gleichen Glaskästchen, mit dem ich die Adhäsionsfunktion des VT. meiner 3 Collembolenarten bewies, feststellen konnte, gelang es operierten Tieren nie, sich nach einem derartigen Sprung an der Deckenfläche zu halten. Sie fielen sofort von derselben wieder ab.

Schaller konnte nachweisen, daß bei *Hypogastrura* die an den Fühlern sitzenden ausstülpbaren Blasen — zwei dem VT. analoge Organe — zuerst beim Aufkommen nach dem Sprung als Haftorgan dienen. Es ist verständlich, daß bei der versteckten Lage des VT. die Beobachtung, ob nun Beine oder Tubusbläschen zuerst die Unterlage berühren, bei meinen Arten weitaus schwieriger war. Es gelang mir daher auch nicht, zu einem eindeutigen Ergebnis zu gelangen. Wahrscheinlich wird es so sein, daß die viel längeren Extremitäten zuerst auf die Unterlage treffen und sofort hinter her der, möglicherweise schon während des Sprunges ausgestreckte, Tubus mit seinen prallen Bläschen an der Aufsprungstelle anheftet.

Ich möchte jetzt auf eine Beobachtung von ausschlaggebender Bedeutung hinweisen, die den VT. und seine Funktion in ganz neuem Licht erscheinen läßt.

Bei operierten Tieren stellte ich fest, daß sie nach dem Absprung statt — wie es normalerweise sein müßte — mit der Bauchseite nach unten, in vielen Fällen auf der lateralen Seite oder gar auf dem Rücken landeten. Dieser Tatsache schenkte ich anfangs wenig Beachtung, da ich glaubte, daß geringfügige Verletzungen, die ich den Tieren trotz größter Vorsicht während der Operation zufügte, diese Störung wohl verursachten. Mit der Zeit jedoch fiel dieses eigentümliche Verhalten der Tiere

mir immer mehr auf. Ich operierte daher von jeder Art eine Anzahl Tiere, wobei ich streng darauf achtete, daß keiner der übrigen Körperanhänge im geringsten verletzt wurde. Während der Operation wurde die Sprunggabel nach hinten gebogen und mit einem zweiten Haltehaar in dieser Lage festgehalten. Die Beine hielt ich mit einer Präpariernadel von der Operationsstelle fern.

Aber auch diese Tiere verhielten sich beim Sprung genau auf die geschilderte Art und Weise. Ich zählte nun bei verschiedenen Tieren je einer der 3 Arten die Zahl der Sprünge, die die Tiere in Seiten- oder Rückenlage warfen. Etwa 50% der ausgeführten Sprünge verliefen anormal, d. h. die Tiere fielen auf den Rücken oder die Seite. Diese Tatsache läßt den Schluß zu, daß es nur dem Zufall überlassen bleibt, ob die operierten Tiere in der Normallage auf der Unterlage ankommen oder nicht. Es war dabei jedoch ohne Schwierigkeit festzustellen, daß die Tiere nicht zuerst richtig aufkamen und sekundär umkippten, sondern sie fielen tatsächlich aus dem Sprung heraus auf ihre Kehrseite.

Ohne Zweifel muß meiner Meinung nach der Zerstörung des Endbläschens die Schuld an diesem sonderbaren Betragen der Tiere zugeschrieben werden. Die Lösung des Rätsels ist nach meiner Auffassung folgende: Das Endbläschen des VT. wird während des Sprunges extrahiert. Dadurch wird aber dem Körper Blut entnommen und in die Bläschen eingepreßt. Logischerweise muß sich durch diesen Vorgang der Schwerpunkt des ganzen Tieres verlagern, und zwar gegen die Ventralseite hin. Unterstützt wird diese Schwerpunktsverlagerung wahrscheinlich noch durch ein weites Abspreizen des Tubuszylinders. Gelänge es, diese bestimmt sehr einleuchtende Hypothese einwandfrei zu beweisen dadurch, daß man sicher ein Ausstülpen der Endblase während des Sprunges feststellen könnte, so hätten wir in dem VT. der Collembolen ein Organ vor uns, das mit dieser Funktion der Schwerpunktsverlagerung wohl mit keinem Organ im ganzen Tierreich analog zu setzen wäre.

Mit dieser Hypothese kann man vielleicht auch eine Leistung der Tierchen analysieren, die uns bis jetzt noch unerklärlich scheint und auf den aufmerksamen Beobachter fast wie ein Wunder wirkt. Die von mir untersuchten Tiere sprangen ohne Schwierigkeit vom Boden einer Petrischale an die nur etwa 2 cm höhere Deckelscheibe, wo sie sich mit dem VT. sofort nach dem Sprung festhefteten. Die optischen Sinnesorgane der Tiere sind so primitiv, daß man kaum annehmen kann, die Tiere würden vor dem Absprung die Deckelfläche fixieren. Und doch geschah es kein einziges Mal, daß die Tiere mit der Rückenseite die Deckelscheibe berührten. Es mußte also während des Sprunges eine Drehung des ganzen Tieres erfolgt sein, die es in der richtigen Haltung an der Deckelfläche aufkommen ließ. Denkt man sich den Vorgang nun so, daß die nach oben gerichteten Fühlerspitzen die Aufsprungstelle zuerst berühren, so wird sofort das Endbläschen blitzschnell kontrahiert, das Blut wieder in den Körper gepreßt und so eine Verlagerung des Schwerpunkts diesmal nach der Dorsalseite zu erreicht. Dadurch, sicher auch gleichzeitig durch Einkrümmen des ganzen Körpers unterstützt, schlägt das Tier einen Salto, dergestalt, daß die Abdomenspitze, vorher der hinterste Punkt des Tieres, einen Kreisbogen schlägt und jetzt zuerst an der Aufsprungstelle ankommt. Jetzt kann das Endbläschen wieder ausgestülpt werden und durch seine Adhäsionsfunktion das Tier nun sicher vor einem Abfallen bewahren.

Daß eine Drehung in der geschilderten Weise erfolgt sein mußte, zeigt folgende Beobachtung:

Merkt man sich die Stellung des Tieres vor dem Sprung und vergleicht sie mit seiner Lage nach dem Sprung auf der Deckelseite, so stellt man fest, daß das Tier jetzt direkt umgekehrt sitzt. Die ehemalige Kopfseite wird jetzt von dem Abdomen

eingenommen, und in die Richtung, in der vorher das Abdomen lag, weist jetzt der Kopf des Tieres. Abb. 6 möge das Geschilderte verdeutlichen.

Es läßt sich außerdem leicht nachweisen, daß die Antennen das richtige Aufkommen an der Deckelfläche gewährleisten. Tiere, denen ich die Antennen bis auf das basale Glied wegschnitt, konnten einen derartigen Sprung gegen die Deckenfläche nicht mehr ausüben. Sie kamen mit dem Rücken dort auf und fielen dann ab. Auch das Anspringen einer senkrechten Wand fällt ihnen sehr schwer.

Sehr demonstrativ war folgender Versuch: 10 Tiere ohne Antennen und 10 Normaltiere setzte ich in eine Petrischale, deren Boden vollkommen mit Wasser benetzt war. Dann wurde diese sofort mit dem Deckel verschlossen. Die nachgiebige Oberflächenhaut des Wassers reizte alle Tiere zum Springen. Nach kurzer Zeit konnte man beobachten, daß alle Normaltiere an der Deckelseite und der senkrechten Wandung saßen, dagegen alle antennenlosen Tiere vom vergeblichen Springen ermüdet auf der Wasseroberfläche schwammen.

Als Anhang zu diesem Kapitel sei noch eine Feststellung sinnesphysiologischer Natur angeführt.

Überall in der Collembolenliteratur findet man die Ansicht als Dogma vertreten, der Sprung der Collembolen sei ungeregelt und ziellos. Die Richtung eines einwirkenden Reizes hätte also überhaupt keinen Einfluß auf die Richtung des erfolgenden Sprunges. Wie mir jeder Collembolenkenner bestätigen wird, spricht schon allein die Tatsache gegen eine solche Behauptung, daß es ein leichtes ist, Collembolen im Freien mittels eines Glasstäbchens oder ähnlichen Instrumentes in ein vorgehaltenes Fangglas zu dirigieren. Andererseits erlaubt es der Bau des ganzen Sprungapparates — die Sprunggabel kann ja nur in der Körperachse nach hinten ausgeklappt werden — keineswegs, dem Tierkörper eine andere Richtung zu geben als die in Fortsetzung der Körperachse.

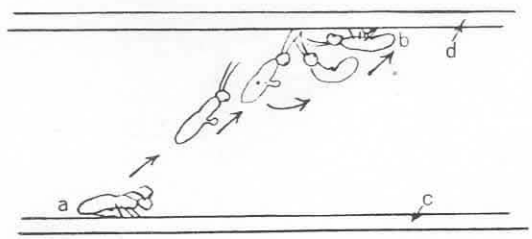

Abb. 6. a. Ausgangsstellung. b. Endstellung. c. Boden, d. Deckel einer Petrischale.

Soll nun eine bestimmte Sprungrichtung eingehalten werden, sagen wir vom Reiz weg, so muß vorher unbedingt eine Drehuug des ganzen Tieres erfolgen, dergestalt, daß der darauffolgende Sprung das Tier von der Reizquelle wegträgt.

Auf das ganze Problem wurde ich aufmerksam, als mir auffiel, daß Tiere, denen ich das Narkotisiergläschen überstülpen wollte, öfters die Flucht ergriffen und zwar so, daß sie immer von der Öffnung wegsprangen und niemals, wie es bei einem ungeregelten Sprung vorkommen müßte, in dasselbe hineinhüpften.

Strebel schreibt dagegen: „Der Sprung hat, wie schon Handschin feststellte, keine bestimmte Richtung. Er soll das Tier nur überhaupt aus dem Bereich des Reizes bringen. Manchmal springen die Tiere auf die Reizquelle zu. So sprangen mir bei der Prüfung des Geruchsinnes die Tiere öfters direkt auf das vorgehaltene mit dem Reizstoff getränkte Papierstückchen, vor dem sie doch zunächst heftig zurückwichen."

Ich glaube, Strebel ist dabei insofern ein Fehler unterlaufen, als er es in vorliegendem Falle keineswegs mit einem gerichteten Reiz zu tun hatte. Er war wenigstens nicht so stark gerichtet, daß die Tiere die Richtung desselben hätten wahrnehmen können.

Er arbeitete mit Reizstoffen wie Tabakrauch, Salmiak, Nitrobenzol, deren Teilchen und Moleküle blitzschnell in die umgebende Atmosphäre diffundierren, daß es den Tieren unmöglich sein muß, die Richtung, in der die Reizquelle liegt, festzustellen.

Selbst uns ist es unmöglich, mit verschlossenen Augen zu sagen, wo meinetwegen ein Käse im Zimmer untergebracht ist, selbst dann, wenn wir uns in unmittelbarer Nachbarschaft von ihm befinden. Solche Höchstleistungen sind allein wenigen Geruchsspezialisten des Tierreiches vorbehalten.

Ich verbesserte die Versuchsanordnung dahingehend, daß ich statt des breiteren Narkotisiergläschens ein Reagenzglas nahm, in dessen geschlossenes Ende ebenfalls ein mit Äther getränkter

Wattebausch festgeklemmt war. Hielt ich die Öffnung desselben in die Nähe der Tiere, so sanken die Ätherdämpfe langsam an der Innenwand des leichtgeneigten Gläschens auf die Tischplatte und trafen das Tier seitlich (Abb. 7).

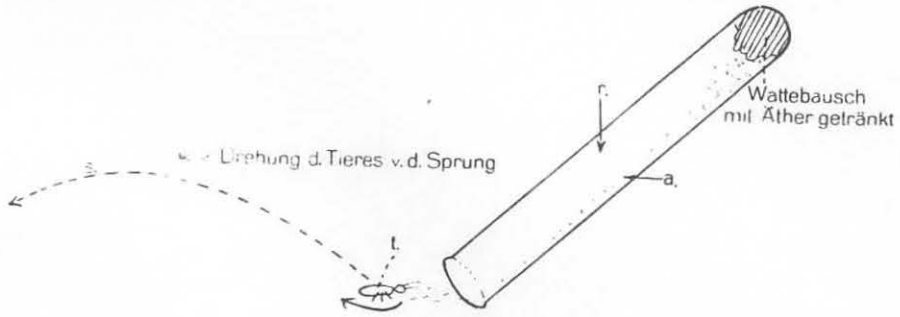

Abb. 7.

Traf der Reiz zuerst die Kopfseite, so war deutlich zu bemerken, daß die Tiere sich um 180° etwa drehten und dann wegsprangen. Abb. 8 zeigt die Richtung einer Folge derartiger Sprünge. Die dazwischen liegenden kurzen Laufstrecken wurden in der Zeichnung nicht berücksichtigt.

Den gleichen Effekt erzielte ich, reizte ich die Tiere vorsichtig mit einer Präpariernadel von der Kopfseite her an den Antennen. Auch in diesem Falle — war der Reiz nicht zu robust — erzielte ich vor dem Sprung eine Kehrtwendung.

Werden die Tiere dagegen plötzlich von einem starken Reiz wie Tabakrauch, Hitze, starke mechanische Reize, Salmiak usw. überrascht, so beginnen sie einen wilden Reigen schnell aufeinanderfolgender Sprünge, der notgedrungen ungeregelt und ziellos erfolgen muß. Beobachtet man ein solch wildes Herumspringen in freier Natur, so begreift man sehr wohl, daß es die Tiere auf die schnellste und bequemste Art aus einem Gefahrenherd bringen kann.

Das Ziellose dieser Sprünge kommt nur dadurch zustande, daß die Tiere im gleichen Augenblick, in dem sie aufkommen, wieder abspringen. Dadurch ist es natürlich unmöglich, der Sprungfolge eine bestimmte Richtung zu geben.

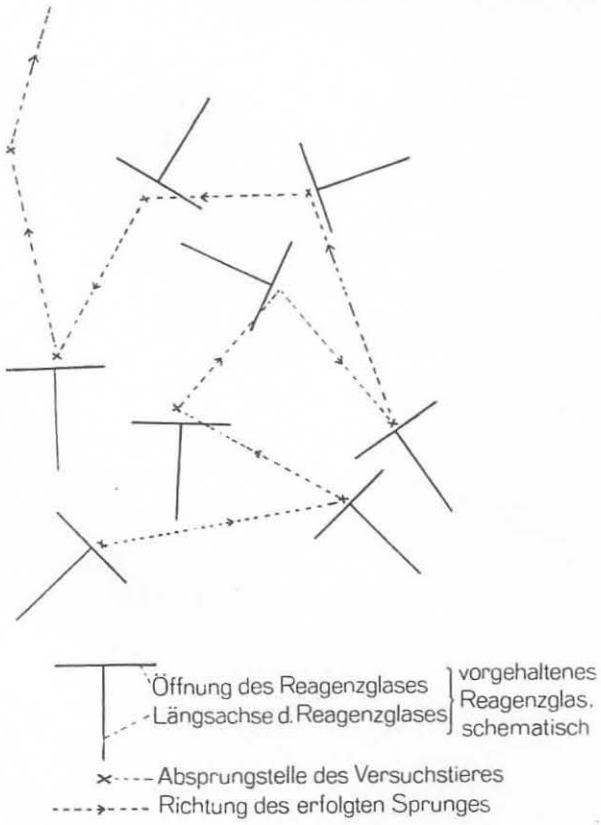

Abb. 8.

Man kann also sagen: Trifft ein gerichteter nicht zu starker Reiz ein Tier von der Seite, so erfolgt zunächst eine tropotaktische Reaktion, die dem darauffolgenden Sprung die vom Reiz abgewandte Richtung verleiht.

Überrascht ein starker Reiz die Tiere, so erfolgen unmittelbar aufeinanderfolgende ungeregelte Sprünge, die das Tier auf diese Weise aus der Gefahrenzone bringen können.

Versuche über die Bedeutung des Ventraltubus bei der Wasseraufnahme.

Da noch in neuester französischer Literatur immer wieder die Ansicht vertreten wird, der VT. diene zur Wasseraufnahme, war es meine Aufgabe, auch in dieser Richtung soweit wie möglich Klarheit zu schaffen.

Der Annahme, daß der VT. zur Wasseraufnahme diene, stand ich immer etwas skeptisch gegenüber. Bedenkt man, daß die Tiere in reichlich feuchter Umgebung leben und gegebenenfalls auch in der Lage sind, feuchtere Plätze aufzusuchen, ferner, daß sie sich von zerfallender pflanzlicher Substanz ernähren, die in jedem Falle genügend Feuchtigkeit enthalten dürfte, so müßte eigentlich schon diese Wasseraufnahme per os ausreichen, den Wasserbedarf der Tierchen zu decken, zumal auch der umgebende relativ hohe Wasserdampfdruck in natürlicher Umgebung eine starke Wasserabgabe durch Oberflächenverdunstung weitgehend erschwert, und der abgegebene Kot eine relativ trockene Konsistenz zeigt.

Eine Wasseraufnahme könnte nur bei ausgestülpten Bläschen erfolgen. Der Überdruck im Innern der Bläschen läßt dann eine Wasseraufnahme nur auf osmotischem Wege zu. Nun kann man aber beobachten, daß der VT. mehrere Stunden — wenn auch mit kleineren Unterbrechungen — auf nasser Unterlage (feuchte Scheibe z. B.) ausgestülpt wird. Würde eine wesentliche Wasseraufnahme erfolgen, so müßte sie den Tierchen auf die Dauer unbedingt gefährlich werden, wenn nicht für eine entsprechende Wasserabgabe gesorgt würde. Eine solche ist jedoch nicht zu beobachten.

Trotz all diesen theoretischen Erwägungen wurde das Problem sorgfältig untersucht.

Es wurden zunächst 4 Tierchen kurz betäubt und dann mit der Rückenseite auf einem Streifen Leukoplast festgeklebt. Die Endglieder der Extremitäten wurden dabei leicht in den Klebebelag des Streifens gedrückt, so daß die Tiere sich selbständig nicht mehr umdrehen konnten. Nachdem alle Tierchen die Narkose vollkommen überstanden hatten, wurde einem von ihnen eine mit Wasser gefüllte Kapillare so an die VT.-Endblase angesetzt, daß diese ohne weiteres Berührung mit der kleinen Wasseroberfläche am Ende der Kapillare hatte (Abb. 9).

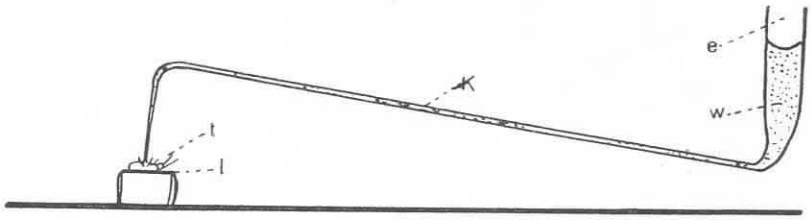

Abb. 9. e. offenes Ende der Kapillare. k. Kapillare. l. Leukoplaststreifen. t. Versuchstier. w. Wasser.

Die lichte Weite der Kapillare kam dem Durchmesser der ausgestülpten Endblase gleich. Die Kapillare war etwa 25 cm lang, und das eine Ende trichterförmig zum Einfüllen des Wassers erweitert. Sie war außerdem S-förmig gebogen, wie es Abb. 9 zeigt, so daß sie beim Beobachten der Tiere durch das Binokular nicht störte und außerdem das offene Trichterstück, aus dem Wasser verdunsten konnte, fern dem eigentlichen Versuchsfelde lag. Letzteres war deshalb wichtig, weil die Versuchstiere in unbedingt gleichmäßig trockener Umgebung sein mußten. Beim Ansetzen der Kapillare mußte ich das erweiterte Ende so tief legen, daß an der Austrittsstelle kein Wasser von selbst auslief.

Die Tiere wurden jetzt durch eine Tischlampe von oben bestrahlt, so daß die Temperatur in ihrer unmittelbaren Umgebung bis auf 24° C stieg und so ein schnelleres Austrocknen der Tiere zu erwarten war.

Wenn nun ein Tier mit angesetzter Kapillare mittels des VT. Wasser aufnehmen würde, so könnte es dem Austrocknen entgehen oder ihm zumindest länger widerstehen als alle übrigen Tiere, die nicht in der Lage sind, Wasser aufzunehmen.

Ich notierte nun den Zeitpunkt, bei dem die Tierchen aufhörten, auf kleine Reize mit einer Insektennadel zu reagieren (Tab. 2).

Tabelle 2.

Zahl der Versuchstiere: 4 *Orchesella villosa*.

Versuchsbeginn: 13^{00} Uhr.

1. Tier ohne Kapillare	13^{33} Uhr keine Reizreaktion mehr
2. Tier ohne Kapillare	13^{37} Uhr keine Reizreaktion mehr
3. Tier mit am VT. angesetzter Kapillare	13^{40} Uhr keine Reizreaktion mehr
4. Tier ohne Kapillare	13^{45} Uhr keine Reizreaktion mehr

Zahl der Versuchstiere: 4 *Orchesella villosa*.

Versuchsbeginn: 13^{15} Uhr.

1. Tier mit am VT. angesetzter Kapillare	14^{25} Uhr keine Reizreaktion mehr
2. Tier ohne Kapillare	14^{25} Uhr keine Reizreaktion mehr
3. Tier ohne Kapillare	14^{28} Uhr keine Reizreaktion mehr
4. Tier ohne Kapillare	14^{32} Uhr keine Reizreaktion mehr

Zahl der Versuchstiere: 4 *Tomocerus vulgaris*.

Versuchsbeginn: 15^{00} Uhr.

1. Tier ohne Kapillare	15^{32} Uhr keine Reizreaktion mehr
2. Tier ohne Kapillare	15^{36} Uhr keine Reizreaktion mehr
3. Tier mit am VT. angesetzter Kapillare	15^{41} Uhr keine Reizreaktion mehr
4. Tier ohne Kapillare	15^{45} Uhr keine Reizreaktion mehr

Zahl der Versuchstiere: 4 *Tomocerus vulgaris*.

Versuchsbeginn: 14^{15} Uhr.

1. Tier ohne Kapillare	14^{50} Uhr keine Reizreaktion mehr
2. Tier ohne Kapillare	14^{52} Uhr keine Reizreaktion mehr
3. Tier mit am VT. angesetzter Kapillare	14^{56} Uhr keine Reizreaktion mehr
4. Tier ohne Kapillare	15^{05} Uhr keine Reizreaktion mehr

Es ist aus den Tabellen zu ersehen, daß die Tiere, denen die Kapillare angesetzt war, genau so schnell eingingen wie ihre Vergleichspartner. Alle Tiere zeigten zuerst die Anzeichen des Austrocknens an den Antennen und den Mukronenspitzen, die sich gegen Versuchsende einrollten.

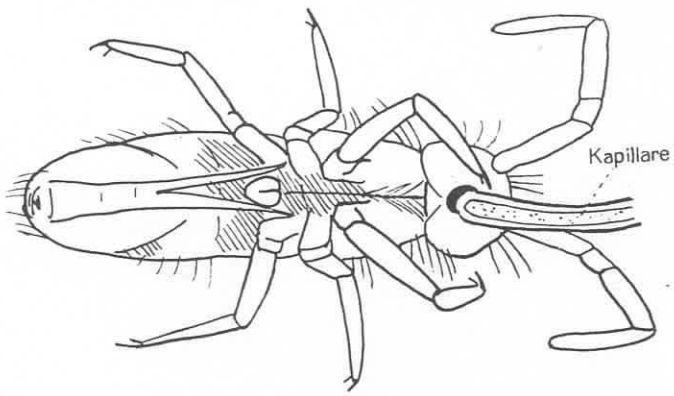

Abb. 10.

Der VT. wurde in keinem Falle ausgestülpt. Die Nähe des Wassers wurde von den Tieren anscheinend überhaupt nicht empfunden. Ich ging zuletzt so weit, daß ich den VT. und seine Umgebung selbst anfeuchtete, indem ich die Endspitze der Kapillare hin- und herbewegte, so daß etwas Wasser austrat. Auch dann zeigte der VT. keinerlei Reaktion, obwohl das Tier am Austrocknen war. Die Endbläschen blieben auch jetzt eingestülpt.

Die Versuchsanordnung wurde nun abgeändert; ich setzte die Kapillare statt am VT. am Munde an. Nach kurzer Zeit war dann gut zu beobachten, wie die Tiere tranken (Abb. 10).

Durch einen Lichtreflex, den das Wasser am Munde zurückwarf, konnte man deutlich die Bewegung der endognathen Mundwerkzeuge sehen. War der Durst ge-

löscht, fing das Tier wieder mit den Antennen und den noch freien Extremitäten an zu zappeln, auch der Kopf wurde dann von der Kapillare weggedreht. Nach kurzer Zeit mußte dann wieder Wasser aufgenommen werden. Der Mund wurde wieder an die Kapillarenöffnung gehalten; war diese etwas verschoben, so wurde sie durch Drehen oder Heben des Kopfes, ja sogar durch Einkrümmen des Körpers aktiv wieder aufgesucht.

Tabelle 3.

Zahl der Versuchstiere: 4 *Orchesella villosa*.	
Versuchsbeginn: 13^{45} Uhr.	
1. Tier ohne Kapillare	14^{00} Uhr keine Reizreaktion mehr
2. Tier ohne Kapillare	14^{27} Uhr keine Reizreaktion mehr
3. Tier ohne Kapillare	14^{28} Uhr keine Reizreaktion mehr
4. Tier mit am Mund angesetzter Kapillare	16^{00} Uhr noch volle Reizreaktion
Zahl der Versuchstiere: 2 *Orchesella villosa*.	
Versuchsbeginn: 15^{15} Uhr.	
1. Tier ohne Kapillare	15^{53} Uhr keine Reizreaktion mehr
2. Tier mit am Mund angesetzter Kapillare	17^{30} Uhr noch volle Reizreaktion
Zahl der Versuchstiere: 2 *Tomocerus vulgaris*.	
Versuchsbeginn: 12^{40} Uhr.	
1. Tier ohne Kapillare	13^{13} Uhr keine Reizreaktion mehr
2. Tier mit am Mund angesetzter Kapillare	14^{30} Uhr noch volle Reizreaktion

Beim 2. Tier wurde nach dieser Zeit die Kapillare umgewechselt und dem VT. aufgesetzt. Nach weiteren 25 Min., also 14^{55} Uhr, war auch dieses Tier eingegangen.

Wie Tab. 3 zeigt, überlebten die Tiere, denen die Kapillare zu einer Wasseraufnahme per os zur Verfügung stand, ihre Vergleichstiere um ein Beträchtliches.

Abschließend zu diesen Untersuchungen kann man also sagen, daß der VT. bei der Wasseraufnahme bei den von mir untersuchten Arten keine Rolle spielt.

Versuche über die Bedeutung des Ventraltubus bei der Atmung.

Physiologische Versuche über eine Atemfunktion des VT. oder die Atmung der Collembolen im allgemeinen liegen m. W. noch nicht vor.

Ich ging von dem Gedanken aus, daß der Verbrauch an Sauerstoff bei Tieren, deren VT. weggenommen war, bei einer eventuellen Atemfunktion des Organs im Vergleich zum Sauerstoffverbrauch normaler Tiere geringer sein müßte.

Es ist bekannt, daß die Atmung der Collembolen perspiratorisch und nur in den seltensten Fällen mittels eines Tracheensystems vonstatten geht. Das letztere trifft nur für eine Gattung der Arthropleonen, *Actaletes*, und für die Symphypleonen zu (Handschin). Die von mir untersuchten Tiere sind Hautatmer, und es ist ein logisches Postulat, daß die dünnsten Chitinhäute und die Stellen, die am kräftigsten durchblutet werden, für die Atmung am meisten prädestiniert sind.

Beide Bedingungen aufs trefflichste vereint finden wir in den Endbläschen des VT. vor, deren Membran eine äußerst dünne Chitinlamelle ist, und die bekanntlich allein durch den Blutdruck geschwellt, also mit anderen Worten stark durchblutet werden. Die ausstülpbaren Bläschen an beiden Antennen von *Hypogastrura* sind von diesem Standpunkt aus betrachtet ebenfalls für die Atmung sehr geeignet.

Ein direktes Äquivalent und Homologon findet der VT. in den Coxaldrüsen der Tysanuren und Proturen, bemerkenswerterweise bei Tieren, die oftmals ebenfalls kein Tracheensystem haben.

Zur Messung des Sauerstoffverbrauchs verwandte ich einen Kroghschen Manometer mit relativ feiner Kapillare (1,3 mm). Wegen der Kleinheit der Tiere ist es trotzdem verständlich, daß ich mehrere Individuen auf einmal atmen lassen mußte, um einen vergleichbaren Ausschlag zu bekommen.

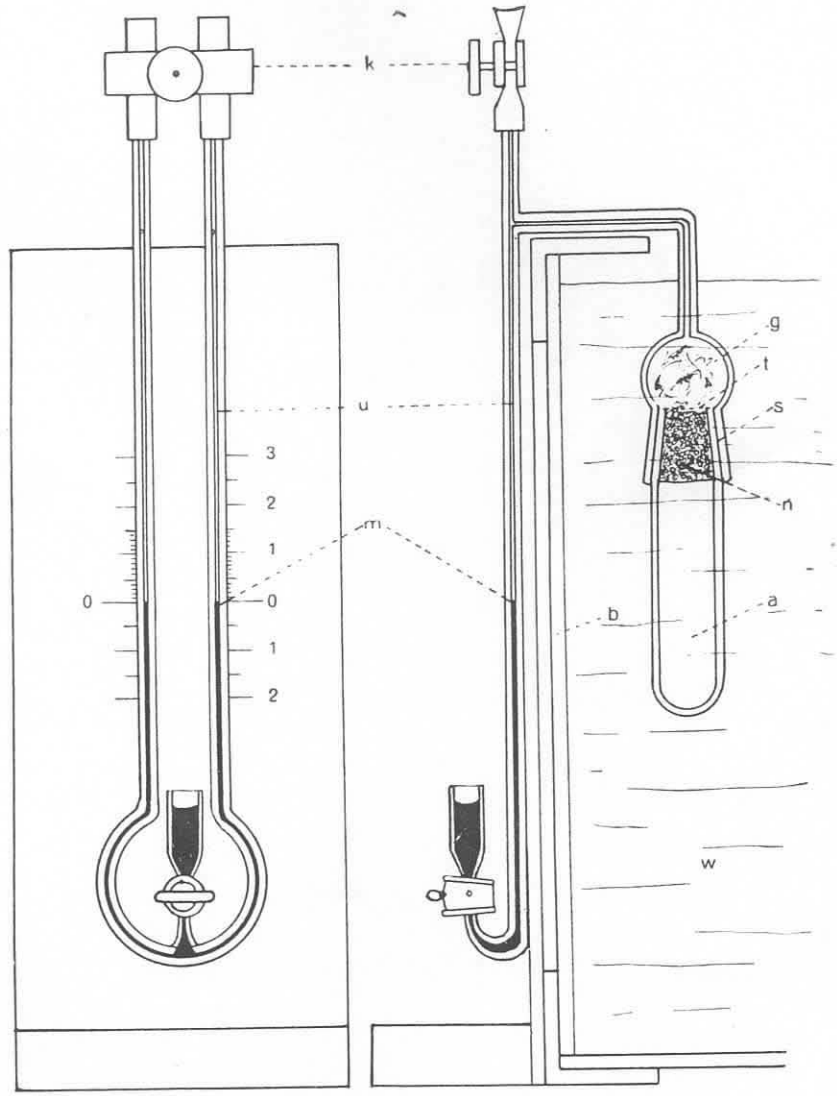

Abb. 11. Kroghsches Manometer. Vorderansicht. seitliche Ansicht.
a. Abschlußstück, mit Paraffin ausgefüllt. b. Aquarium. g. Glasglocke, Inhalt: Wattefasern und Tiere. k. Schlauchklemme. m. Meniskus. n. Natronkalk. s. Glasschliff. t. Trennungssieb zwischen Tiere und Natronkalk. w. Wasser.

Der Atmungsapparat besteht in der Hauptsache aus einer offenen U-förmigen Kapillare, die unverrückbar auf einem senkrecht stehenden Brettchen aufmontiert ist, das eine Millimetereinteilung aufweist. Seitlich an jedem Schenkel, offen mit der Kapillare verbunden, hängen 2 gleichgroße Glasglocken, deren Öffnungen mittels eines gut eingefetteten Glasschliffes durch ein reagensglasförmiges Abschlußstück luftdicht verschlossen werden können. Der Bogen der U-Röhre wurde nun so weit mit gefärbtem (Sudan III) Petroleum gefüllt, daß beiderseits die Menisken in halber Höhe der Schenkel standen. Waren die Tiere in eine der beiden Glasglocken gebracht, so veratmeten sie dort Sauerstoff und gaben dafür die äquivalente Menge Kohlensäure ab. Dieses Kohlendioxyd

wurde jedoch sofort durch eine vorher genau abgewogene Menge Natronkalk, der zuvor in das Abschlußstück gebracht und von den Tieren durch ein engmaschiges Sieb getrennt war, chemisch gebunden. Voraussetzung zum Funktionieren der ganzen Anlage war, daß zunächst die bis jetzt offenen Schenkel der U-Kapillare geschlossen wurden, so daß links und rechts zwei geschlossene Hohlraumsysteme entstanden, die den gleichen Luftdruck hatten (gleiche Höhe der Menisken in beiden Schenkeln). Dies war jedoch nur dann möglich, wenn in dem Ausgleichsbehälter am anderen Schenkel das Volumen, das die Tiere und der Natronkalk einnahmen, durch die gleiche Menge Natronkalk und eine dem Volumen der Tiere annähernd entsprechende Zahl von Schrotkugeln eingeschlossen waren. Am Ende der Schenkel der U-Röhre saßen beiderseits kurze gutpassende Schlauchstücke, die in gleicher Höhe mittels einer gemeinsamen Schlauchklemme geschlossen werden konnten. Um zu vermeiden, daß Druckunterschiede durch ungleiche Temperatur in den Glasglocken entstanden, waren diese so an den Kapillarschenkeln angesetzt, daß sie leicht in ein gleichmäßig temperiertes Wasserbecken eingehängt werden konnten. Abb. 11 möge die ganze Anlage verdeutlichen.

Da der Luftraum, der den Tieren zur Veratmung diente, in dem mir zur Verfügung stehenden Apparat zu groß bemessen war, füllte ich das Abschlußstück unter der Glasglocke bis zur Ansatzstelle des Glasschliffes mit Paraffin aus (Abb. 11). Dasselbe mußte ich selbstverständlich auch am Ausgleichsbehälter vornehmen. Der restliche Rauminhalt der Glocke betrug, das Volumen des Natronkalkes abgerechnet, noch 3,2 ccm.

Zu erwähnen wäre noch, daß ich die Glocke zu Versuchsbeginn mit einem sehr feinen Geflecht aus Wattefasern ausfüllte, das den Tieren ein ruhiges Klettern ohne gegenseitige Behinderung und Reizung gestattete, ihnen jedoch ein wildes Herumspringen in der Glocke und damit einen ungewöhnlich gesteigerten Sauerstoffverbrauch versagte. Diese Methode wandte ich auch bei den folgenden Versuchen sowohl bei operierten als auch bei Normaltieren an.

Um alle Fehlerquellen nach Möglichkeit zu vermeiden, versetzte ich auch die Normaltiere kurz in Äthernarkose, und zwar um dieselbe Zeit, in der ihre Vergleichspartner operiert wurden. Wie schon erwähnt, wurden die operierten Tiere und die Normaltiere nach Versuchsende nicht mehr für weitere Versuche verwendet.

Sämtliche Tiere wurden vor und nach dem Versuch genau gezählt. Da besonders von den operierten Tieren während der Versuchsdauer meist eine kleine jedoch unterschiedliche Anzahl von Tieren einging, war es mir nicht möglich, die Werte zweier Parallelversuche direkt miteinander zu vergleichen, sondern ich mußte die Werte, die ich bei operierten Tieren bekam, im Vergleich auf die Anzahl der Normaltiere beziehen.

Trotzdem läßt ein Blick auf die Tabellen sofort den Mehrverbrauch an Sauerstoff der Normaltiere gegenüber den operierten erkennen, d. h. die operierten Tiere bedurften mehr Zeit, um den Meniskus im betreffenden Schenkel 1 mm zu heben, als ungefähr die gleiche Zahl Normaltiere.

15 *Orchesella villosa* brauchen nach Tab. 4a nicht operiert 66 Min., um den Meniskus 10 mm zu heben. Zum Vergleich brauchen 9 operierte Tiere 136 Min., um den Meniskus 8 mm zu heben. (Die Gefahr des Austrocknens war bei längerem Warten zu groß.) Ein normales Tier würde 99 Min. brauchen, um ihn 1 mm steigen zu lassen. 9 Tiere würden dann für 1 mm 11 Min. brauchen, für 8 mm dann also 88 Min. Die 9 Tiere hätten demnach, würden sie genau soviel veratmen wie Normaltiere, 88 Min. gebraucht, um die Petroleumsäule 8 mm zu heben. Tatsächlich

Tabelle 4a.

Orchesella villosa, Normaltiere
Zahl der eingesetzten Tiere: 15
Zahl der nach Versuchsende lebenden Tiere: 15
Wassertemperatur: 22° C

	Zeit	Ansteigen des Meniskus
	14^{25} Uhr	0 mm
5	14^{30} ,,	1 ,,
10	14^{40} ,,	2 ,,
7	14^{47} ,,	3 ,,
6	14^{53} ,,	4 ,,
7	15^{00} ,,	5 ,,
7	15^{07} ,,	6 ,,
6	15^{13} ,,	7 ,,
6	15^{19} ,,	8 ,,
6	15^{25} ,,	9 ,,
6	15^{31} ,,	10 ,,

66 Min. Atmungszeit

Orchesella villosa, Operierte Tiere
Zahl der eingesetztee Tiere: 15
Zahl der nach Versuchsende lebenden Tiere: 9
Wassertemperatur: 22° C

	Zeit	Ansteigen des Meniskus
	15^{09} Uhr	0 mm
22	15^{31} ,,	1 ,,
30	16^{01} ,,	2 ,,
16	16^{17} ,,	3 ,,
9	16^{26} ,,	4 ,,
9	16^{35} ,,	5 ,,
10	16^{45} ,,	6 ,,
19	17^{04} ,,	7 ,,
21	17^{25} ,,	8 ,,

136 Min. Atmungszeit

Tabelle 4b.

Orchesella villosa, Normaltiere
Zahl der eingesetzten Tiere: 15
Zahl der nach Versuchsende lebenden Tiere: 15
Wassertemperatur: 23° C

	Zeit	Ansteigen des Meniskus
	10^{34} Uhr	0 mm
4	10^{38} ,,	1 ,,
4	10^{42} ,,	2 ,,
5	10^{47} ,,	3 ,,
6	10^{53} ,,	4 ,,
6	10^{59} ,,	5 ,,
7	11^{06} ,,	6 ,,
7	11^{13} ,,	7 ,,
8	11^{21} ,,	8 ,,
8	11^{29} ,,	9 ,,
8	11^{37} ,,	10 ,,

63 Min. Atmungszeit

Orchesella villosa, Operierte Tiere
Zahl der eingesetzten Tiere: 15
Zahl der nach Versuchsende lebenden Tiere: 10
Wassertemperatur: 22° C

	Zeit	Ansteigen des Meniskus
	14^{30} Uhr	0 mm
20	14^{50} ,,	1 ,,
17	15^{07} ,,	2 ,,
21	15^{28} ,,	3 ,,
18	15^{46} ,,	4 ,,
17	16^{03} ,,	5 ,,
10	16^{13} ,,	6 ,,
20	16^{33} ,,	7 ,,
16	16^{49} ,,	8 ,,

139 Min. Atmungszeit

Tabelle 5a.

Aus Platzmangel und zur Vereinfachung wurde bei den folgenden Tabellen das ausführliche Protokoll weggelassen.

Orchesella cincta, Normaltiere
Zahl der eingesetzten Tiere: 15
Zahl der nach Versuchsende lebenden Tiere: 15
Wassertemperatur: 22° C

Atmungszeit:	Ansteigen des Meniskus:
72 Min.	10 mm

Orchesella cincta, Operierte Tiere
Zahl der eingesetzten Tiere: 20
Zahl der nach Versuchsende lebenden Tiere: 16
Wassertemperatur: 23° C

Atmungszeit:	Ansteigen des Meniskus:
98 Min.	10 mm

Tabelle 5b.

Orchesella cincta, Normaltiere		*Orchesella cincta*, Operierte Tiere	
Zahl der eingesetzten Tiere: 15		Zahl der eingesetzten Tiere: 20	
Zahl der nach Versuchsende lebenden Tiere: 14		Zahl der nach Versuchsende lebenden Tiere: 14	
Wassertemperatur: 22° C		Wassrtemperatur: 23° C	
Atmungszeit:	Ansteigen des Meniskus:	Atmungszeit:	Ansteigen des Meniskus:
77 Min.	10 mm	111 Min.	10 mm

Tabelle 6a.

Tomocerus vulgaris, Normaltiere		*Tomocerus vulgaris*, Operierte Tiere	
Zahl der eingesetzten Tiere: 15		Zahl der eingesetzten Tiere: 25	
Zahl der nach Versuchsende lebenden Tiere: 13		Zahl der nach Versuchsende lebenden Tiere: 19	
Wassertemperatur: 23° C		Wassertemperatur: 23° C	
Atmungszeit:	Ansteigen des Meniskus:	Atmungszeit:	Ansteigen des Meniskus:
76 Min.	10 mm	72 Min.	10 mm

Tabelle 6b.

Tomocerus vulgaris, Normaltiere		*Tomocerus vulgaris*, Operierte Tiere	
Zahl der eingesetzten Tiere: 15		Zahl der eingesetzten Tiere: 25	
Zahl der nach Versuchsende lebenden Tiere: 14		Zahl der nach Versuchsende lebenden Tiere: 18	
Wassertemperatur: 22° C		Wassertemperatur: 22° C	
Atmungsteit:	Ansteigen des Meniskus:	Atmungszeit:	Ansteigen des Meniskus:
73 Min.	10 mm	74 Min.	10 mm

brauchten sie aber dazu 136 Min. Das würde einem Verhältnis von 1:1,54 oder rund 2:3 entsprechen. Die operierten Tiere veratmeten also ein Drittel Sauerstoff weniger als normale. Im Falle Tab. 4b bekommen wir ein ähnliches Verhältnis, nämlich 1:1,83 oder abgerundet 5:9. Das Mittel aus beiden Verhältnissen beträgt dann 1:1,69.

Danach kann man sagen, daß mehr als ein Drittel der Gesamtatmung bei *Orchesella villosa* durch den VT. geleistet wird.

Der Gegensatz in der Atmung von normalen Tieren gegenüber operierten wäre noch schärfer, hätte ich die Zahl der Tiere zum Vergleich herangezogen, die ich vor Versuchsbeginn einsetzte. So dagegen wurden die Tiere, die während des Versuches eingingen, aber bis zum Zeitpunkt ihres Todes noch Sauerstoff verbrauchten, in der Rechnung überhaupt nicht berücksichtigt.

Es ließe sich noch einwenden, daß sich die operierten Tiere ruhiger verhalten hätten während des Versuches als Normaltiere. Meine Beobachtungen zeitigten jedoch keinen merklichen Unterschied in ihrem Verhalten gegenüber den Normaltieren. Sie kletterten genau wie diese auf den eingelegten Wattefasern, teils langsam, teils schneller herum, auch saßen sie teilweise, wie bei Normaltieren auch zu beobachten war, still.

Bei *Orchesella cincta* war das Verhältnis der Atmung operierter Tiere zu der normaler ähnlich wie bei *Orchesella villosa*. Der Sauerstoffverbrauch verhielt sich hier im Falle 5a wie 1:1,45 oder rund 2:3, im Falle 5b wie 1:1,44, rund 5:7. Man kann auch hier sagen, daß etwa ein Drittel der Atmung vom VT. bewältigt wird.

Etwas gemildert dagegen ist der Unterschied in der Atmung der Normaltiere zu operierten bei *Tomocerus vulgaris*. Ich konstatierte hier ein Verhältnis im Falle 6a von 1:1,38, im Falle 6b von 1:1,30.

Die Ergebnisse lassen also deutlich erkennen, daß der VT. in bezug auf die Atmung an den von mir untersuchten Collembolenarten keine unwesentliche Rolle spielt.

Mit der geschilderten Versuchsanordnung war mir gleichzeitig ein Mittel gegeben, mit dessen Hilfe ich wohl erstmalig quantitative Angaben über die Atmung der Collembolen überhaupt geben konnte.

Ist der Durchmesser der Kapillare — in unserem Falle 1,3 mm —, außerdem die Strecke, die der Meniskus gehoben wurde, bekannt, so ist es ein leichtes, den Sauerstoffverbrauch eines Tieres in der Minute zu errechnen. Er beträgt im Falle a für eine nichtoperierte *Orchesella villosa* 0,013 cmm.

Im Vergleich dazu veratmet ein operiertes Tier derselben Art in 1 Min. 0,0087 cmm.

Setzt man beide Ergebnisse miteinander in Beziehung, so ergibt sich ein Verhältnis von 1:0,65, das, auf das Volumen des verbrauchten Sauerstoffs bezogen, das gleiche ausdrückt wie das Verhältnis der Zeitdifferenz von 1:1,54, nämlich, daß der VT. rund ein Drittel der Gesamtatmung leistet.

Das Gewicht eines Einzeltieres ermittelte ich bei *Orchesella villosa*. 15 Tiere wurden ausgewogen und für ein Tier das Gewicht von 2,8 mg errechnet. 1 g Tiersubstanz verbraucht danach in der Minute 4,6 cmm O_2 oder 1 kg = 279 ccm/h.

v. BUDDENBROCK gibt zum Vergleich für -pterygote Insekten folgende Werte an:

		Autoren:
Stabheuschrecke	382 ccm O_2 pro kg/h	
Maikäfer	930 „ „ „ „	
Seidenraupe	680 „ „ „ „	
Biene (bei 11° C)	240 „ „ „ „	(KOSMIN u. Mitarbeiter)
Biene (bei 18° C)	540 „ „ „ „	(KOSMIN u. Mitarbeiter)
Biene	1800 „ „ „ „	(JONGBLOED; WIERSMA)
Tenebriolarve	580—1100 „ „ „ „	(MICHAEL).

Für die Meßreihe b von *Orchesella villosa* ermittelte ich an normalen Tieren einen O_2-Verbrauch von 0,014 cmm für 1 Tier pro Minute. Das Mittel aus beiden Meßreihen von *Orchesella cincta* ergab für die Normaltiere eine Sauerstoffatmung von 0,012 cmm pro Tier und Minute. Der Durchschnitt beider Meßreihen von *Tomocerus vulgaris* betrug für 1 Normaltier in der Minute 0,013 cmm. Der quantitative Unterschied in der Atmung von normalen Tieren zu operierten entspricht dann für jede Art, wie wir gesehen haben, den oben angegebenen Zeitverhältnissen.

Ich suchte nun die gewonnenen Ergebnisse zu unterstützen, indem ich das Verhalten normaler und operierter Tiere in CO_2-reicher Umgebung beobachtete. Die

nun folgenden Versuche sind gleichzeitig nur als Vorversuche zu den genaueren Untersuchungen im nächsten Kapitel zu betrachten.

Ich konstruierte mir eine Gaskammer. Dazu diente ein gutgekittetes, etwa 20 l fassendes Aquarium, das ich nach unten so in ein größeres Wasserbecken einsetzte, wie es Abb. 12 zeigt. Von unten her wurde nun durch einen Gummischlauch O_2 bzw. CO_2 eingeleitet. Das Gas entnahm ich O_2- und CO_2-Druckflaschen.

War das Becken hinreichend mit Gas gefüllt, konnte ich die Tiere in einem gut verschlossenen Zylindergläschen auf demselben Wege in den Gasraum bringen. War das Gläschen in der Gaskammer, wurde der Gummistopfen mit der Hand etwa 2 Min. lang herausgezogen, bis die Luft im Gläschen durch das betreffende Gas verdrängt war. Nachdem das Gläschen wieder luftdicht verschlossen war, konnte ich es aus dem Gasraum herausnehmen und das Verhalten der Tiere in der betreffenden Gasatmosphäre gut beobachten. Vor Beginn meiner Untersuchungen prüfte ich die Dichte des Beckens. Ich ließ es mit Gas gefüllt über Nacht stehen und konnte durch denselben Stand des Wasserspiegels feststellen, daß kein Gas in dieser Zeit ausgeströmt war.

Normale und operierte Tiere verhielten sich in reinem O_2, soweit zu beobachten war, wie in gewohnter Umgebung. Sie liefern herum, sprangen und stülpten die Endbläschen des Tubus zur Anheftung aus. Ein extrem andauerndes Ausstülpen oder ein längeres Einziehen der Endbläschen war nicht zu bemerken.

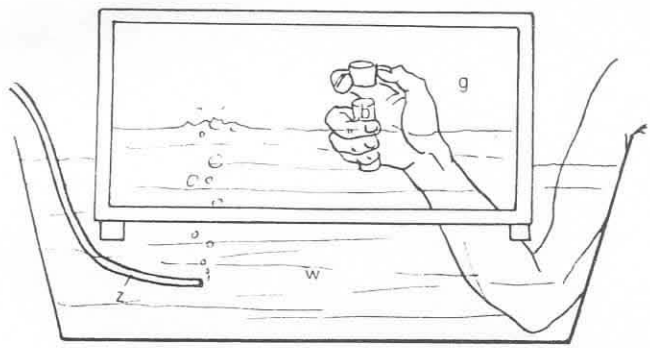

Abb. 12.

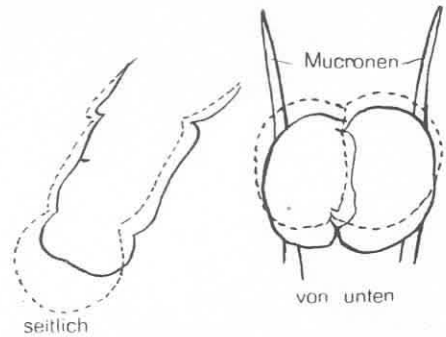

Abb. 13.

Abb. 12. g. Gasraum. z. Gaszuleitungsschlauch. b. Beobachtungsgläschen. w. Wasser.
Abb. 13. Rhythmische Kontraktion der Ventraltubusendblase.

In reiner CO_2-Atmosphäre gingen die Tiere sehr schnell ein. Die Endbläschen des Tubus wurden dabei nicht extrahiert.

Ich brachte nun an der Decke der Gaskammer (normalerweise Boden des Aquariums) mit Hilfe von Dichtolin und Draht eine Haltevorrichtung für mein Beobachtungsgläschen an und ließ dann soviel O_2 einströmen, bis es von demselben umgeben war. Jetzt wurde es geöffnet, so daß die darin sitzenden Tiere von Sauerstoff umgeben waren. Ich konnte jetzt das Verhalten der Tiere von außen durch die Glaswand des Aquariums beobachten. Nachdem die O_2-Zufuhr unterbunden war, wurde langsam CO_2 eingeleitet, bis die Tiere sichtlich an Atemnot litten. Sie hörten auf zu springen und zu laufen, vielmehr bewegten sie sich nur noch träge, wobei sie öfters das Gleichgewicht verloren.

Vorher wurde die Höhe des mit O_2 gefüllten Raumes genau markiert und auch die Höhe, die dann das O_2—CO_2-Gemisch einnahm, genau gemessen. Die Volumen der beiden Gase standen nach dieser Markierung im Verhältnis 3,8:1, d. h. 3,8 Teile O_2 auf 1 Teil CO_2. Das Verhältnis erwies sich für alle 3 Arten für diesen Zweck brauchbar.

Nachdem ich das Zylindergläschen herausgenommen hatte, füllte ich ein zweites mit operierten Tieren mit dem gleichen Gasgemisch auf die oben beschriebene Weise und beobachtete die Tiere dann gleichzeitig. Die Tabelle beschreibt das Verhalten der Tiere in dem angegebenen Gasgemisch. Es machte sich dabei kein wesentlicher Unterschied zwischen den einzelnen Arten geltend, so daß die eine Tabelle genügen möge (Tab. 7).

Ich möchte jedoch noch sagen, daß von jeweils 7 operierten Tieren, nachdem die Gefäße ebenfalls nach derselben Zeit geöffnet wurden und Frischluft eingeströmt war, von *Orchesella cincta*

4 und von *Tomocerus vulgaris* 5 Tiere eingegangen waren. Die restlichen waren nach etwa 30 Min. wieder vollkommen lebendig.

Das Verhalten speziell des VT. der Normaltiere wurde der Tabelle nicht beigefügt, da es sich hier im Text besser beschreiben läßt.

Die Endbläschen des VT. waren in diesem Gasgemisch mittelmäßig ausgestülpt. Von der Ventralseite aus ergab sich dabei ein Bild, wie es Abb. 13 rechts wiedergibt. Man erkennt deutlich, daß die lateralen Rundungen der Endbläschen die beiden Furcaspitzen überdecken, die Endblase also einen Durchmesser besaß, der den Durchmesser des Tubusstiels übertraf. Leider konnte ich den Schwellungsgrad in seitlicher Ansicht nicht besser erkennen, da dann der Tubus meist von den Beinen verdeckt wurde und die relativ starke Rundung des Glases eine genauere Beobachtung nicht zuließ.

Sehr auffällig war jedoch, daß keines der eingeschlossenen Tiere, gleich welcher Art, in dieser Gasmischung seinen VT. als Adhäsivorgan benutzte, obwohl kleinere und größere Wassertropfen an der Glaswand einen genügenden Feuchtigkeitsgehalt im Innern anzeigten. Demzufolge mußte ch beim Drehen des Gläschens sehr aufpassen, daß die Tiere nicht abrutschten.

Tabelle 7.

Verhalten von *Orchesella villosa* in einem O_2-CO_2-Gemisch vom Verhältnis 3,8:1.

Nach	7 Normaltiere	7 operierte Tiere
5 Min.	Tiere kletterten langsam und machten vereinzelte Sprungbewegungen.	Tiere kletterten langsam, wobei sie öfters das Gleichgewicht verloren.
10 Min.	Tiere kletterten langsam, einige saßen still. 2 Tiere machten Sprungbewegungen.	Tiere saßen bewegungslos, nur leichtes Vibrieren der Antennen, Laufbewegungen waren ganz selten.
15 Min.	Noch immer zeitweise Laufbewegungen.	Tiere vollkommen regungslos, nur leichtes Vibrieren der Fühler.
20 Min.	Tiere saßen vollkommen still, nur vereinzelte Beinbewegungen. (Beim Schütteln des Glases kurzes Herumlaufen.)	Tiere vollkommen bewegungslos. Noch leichte Bewegung der Fühlerspitzen bei 2 Tieren. (Beim Schütteln des Glases keinerlei Reizreaktion. Sie fallen dabei auf den Rücken oder die Seite.)

Nach dieser Zeit wurde das Beobachtungsglas geöffnet, so daß Frischluft einströmte.
Nach 30 Min. waren alle Normaltiere vollkommen wieder lebendig, von den operierten Tieren lebten dagegen nach dieser Zeit nur noch 2 Individuen, die übrigen 5 waren eingegangen.

Das Verhalten des VT. in der angegebenen Gasmischung steht zunächst mit seinem Verhalten in reinem CO_2 und, wie wir später sehen werden, mit seinem Verhalten in CO_2-reicher Luft in Widerspruch. Im ersten Falle ist trotz Sauerstoffmangel kein Ausstülpen der Endblase zu bemerken. Auch bei der Anreicherung einer abgeschlossenen Luftmenge mit CO_2, wobei naturgemäß der Sauerstoff prozentual zurückgedrängt wird, scheint das Kohlendioxyd ein Ausstülpen der Bläschen zu verhindern. Der mittlere Schwellungsgrad der Bläschen im beschriebenen O_2—CO_2-Gemisch ist m. E. auf den sehr hohen Partialdruck des Sauerstoffs (79,2 % O_2) in dieser Atmosphäre zurückzuführen.

An dieser Stelle sei noch eine Beobachtung erwähnt: Als ich eine *Orchesella villosa* nach vorhergehender Narkose auf meinem „Operationstisch festgeschnallt" hatte, kam sie langsam aus der Narkose wieder zu sich. Glücklicherweise lag sie nicht in der für die Operation günstigen Rückenlage, sondern etwas auf der Seite, so daß man den ganzen VT. im Profil sehen konnte. Das Endbläschen war prall gefüllt und setzte sich deutlich vom Tubusstück ab. Ich sah nun, daß sich zunächst die Antennenspitzen des Tieres leicht bewegten und bemerkte dann eine deutlich rhythmische, d. h. in gleichen Abständen erfolgende Kontraktion und Anschwellung des Endsäckchens. Ich beobachtete den Vorgang etwa 15—20 Sek. lang, in denen das

Bläschen etwa ebensoviele Male auf die Hälfte seiner Ausdehnung zusammenschrumpfte, um dann wieder zur vorhergehenden Größe anzuschwellen (Abb. 13).

Den gleichen Vorgang glaube ich bei *Orchesella cincta* an zwei verschiedenen Tieren bemerkt zu haben. Diese befanden sich schon im Stadium völliger Bewegungslosigkeit in einem Gläschen, das mit oben beschriebenem Gasgemisch gefüllt war. Ich konnte die Tiere nur von der Ventralseite sehen, so daß das Endbläschen sich mir als kreisrunde Fläche darbot. Diese verschob sich nun im ganzen etwas nach der Kopfseite zu und wieder in die alte Lage zurück, wobei sie mir jedesmal in ihrem Durchmesser fast unmerklich zu- und abzunehmen schien. Der Rhythmus des ganzen Vorganges war ungefähr derselbe wie bei den rhythmischen Kontraktionen des Endbläschens des narkotisierten Tieres (Abb. 13). Ich konnte den Vorgang bei beiden Tieren etwa 3—4 Min. beobachten. Er war nur deshalb so auffällig, weil alle anderen Teile der Tiere sich vollkommen bewegungslos verhielten.

Erst später las ich in der Arbeit Falkenhans eine Beobachtung von ihm, die mit der meinigen vielleicht übereinstimmt. Er schreibt:

„Am 14./3. fand ich auf der Wasseroberfläche eines Forellenbassins ein altes ausgewachsenes Weibchen. (Er meint *Sminthurides aquaticus*.) Es lag auf dem Rücken und war vollkommen bewegungslos. Nachdem ich es ins Zimmer gebracht hatte, begann das Tier bald aus seiner Erstarrung zu erwachen. Zuerst konnte ich Bewegungen an den äußersten Mucronenspitzen wahrnehmen, die plötzlich krampfartig zu zittern anfingen. Bald danach wurden die Bläschen des VT. in gleichmäßigem Rhythmus ausgestülpt und wieder eingezogen. Nach und nach wurden auch die anderen Gliedmaßen in der Reihenfolge Beine, Mundgliedmaßen und Fühler wieder beweglich. Nach einem halben Tag war das Tier vollkommen lebensfähig.“ Er schreibt ferner: „Auffallend ist, daß man als eine der ersten Bewegungen das Ausstülpen und Einziehen der VT.-Bläschen beobachten kann. Der Gedanke liegt nahe, daß es sich hier um einen Atmungsvorgang handelt. Schon von verschiedenen Forschern ist ja der VT. als Respirationsorgan aufgefaßt worden. Haase konnte sogar unter dem Mikroskop die wirbelnde Strömung der Blutkörperchen in den ausgestülpten Tubusbläschen direkt beobachten. Da eine Adhäsionsfunktion, wie ich in einem früheren Kapitel schon ausgeführt habe, dem VT. sicher nicht zukommt, wird er wohl ausschließlich der Atmung dienen.“

Man kann natürlich auf keinen Fall die rhythmischen Bewegungen der Bläschen analog etwa den Pumpbewegungen einer Lunge oder dem rhythmischen Bewegen geschlossener Tracheenblättchen gleichsetzen, die beide die Aufgabe erfüllen, das umgebende Medium zu erneuern, sondern man muß annehmen, daß sie durch rhythmisches Einpumpen venösen Blutes zustande kommen. In allen drei beobachteten Fällen befanden sich die Tiere offensichtlich unter Atemnot, die sie wohl dadurch zu beseitigen suchten, daß sie das Blut in den Bläschen in kurzen Zeitabständen durch krampfartige Muskelkontraktion im Innern des Abdomens zu erneuern suchten. Im Normalzustand dagegen wird die Bluterneuerung wohl gleichmäßiger vonstatten gehen, so daß sie an der Peripherie der Bläschen nicht mehr abzulesen ist.

Versuche über die Kohlensäureresistenz der Collembolen.

Neben einer systematischen Einteilung der Collembolen nach morphologisch-anatomischen Gesichtspunkten kann man auch eine solche nach rein biologischer Betrachtungsweise vornehmen. Wie bekannt, kann man sehr schön nach dem äußeren Habitus eine Trennung in Symphypleonen und Arthropleonen durchführen. Der Biologe dagegen teilt die Collembolen gern in ausgesprochene Bodentiere und in Oberflächenformen ein. Leider sind die von beiden Richtungen aufgestellten Gruppen untereinander nicht kongruent. So sind die Symphypleonen ausgesprochen Tiere, die auf der Bodenoberfläche, in Gras, Moos oder der Laubstreu leben, während die Arthropleonen nur z. T. echte Erdbewohner sind.

Die Anatomie paßt sich der Lebensweise der Tiere insofern an, als daß alle frei auf der Erdoberfläche lebenden Tiere, alle Symphypleonen und die großen Arten der Arthropleonen in der Regel über gute Sprungorgane verfügen, lange, bewegliche Extremitäten und Antennen besitzen und meist reichlich pigmentiert sind. Der freien Lebensweise entspricht auch der Besitz der am besten ausgebildeten Lichtsinnesorgane. Mit dem Übergang zum Bodenleben unter der Erdoberfläche geht Hand in Hand eine Rückbildung des jetzt überflüssigen Sprungapparates, der optischen Sinnesorgane und der Pigmentierung. Außerdem sind diese Tiere naturgemäß kleiner.

Die hier untersuchten Arten, *Orchesella villosa*, *Orchesella cincta*, *Tomocerus vulgaris*, kann man nach ihrer Lebensweise und ihrem Aussehen zu den ausgesprochenen Oberflächenformen zählen, dagegen den nur ca. 2 mm großen pigmentlosen *Onychiurus armatus* zu den echten Bodencollembolen.

Es wäre nun interessant, auch ein unterschiedliches physiologisches Verhalten zwischen Boden- und Oberflächentieren festzustellen. Im Rahmen dieser Arbeit wurde nun vor allem die Physiologie der Atmung dieser beiden Gruppen näher untersucht.

Den Oberflächenformen steht in ihrem Lebensraum eine in ihrer quantitativen Zusammensetzung andersgeartete Luft zur Verfügung als den tiefer im Boden lebenden Tieren.

In den oberen Erdschichten wird durch die Tätigkeit der Erdbewohner, besonders durch die bakterielle Tätigkeit bei den Fäulnisprozessen, die Luft, die die engen Hohlräume zwischen den einzelnen Krumen und das weitverzweigte Kapillarsystem ausfüllt, mit CO_2 angereichert. Es ist verständlich, daß dieses Hohlraum-Kavernensystem fast vollständig windstill ist und durch den weitgehenden Abschluß gegen die offene Atmosphäre ein Austausch der Bodenluft mit dieser sehr erschwert wird. Ein solcher kann nur zeitweise stattfinden, wenn durch Regenwasser die Bodenluft aus dem Höhlensystem des Bodens verdrängt wird, oder wenn Druckdifferenzen zwischen Außen- und Bodenluft ein Abziehen der letzteren bzw. ein Einpressen von Frischluft in den Boden verursachen.

GIESECKE gibt nach EBERMAYER folgende Zahlen an: Im Lehmboden bei 15 cm Tiefe 1,54 ccm CO_2/l, bei 70 cm Tiefe 6,62 ccm/l. In Dung-, Mist-, Komposthaufen wird die CO_2-Konzentration zweifellos noch höhere Werte erreichen. Es ist als sicher anzunehmen, daß Tiere, die in einer solchen Umgebung leben, der höheren Kohlensäurekonzentration angepaßt sein müssen. Das Gesagte gilt auch für den typischen Vertreter der Bodencollembolen, *Onychiurus armatus*, den ich, wie eingangs erwähnt, in stark verrotetem Kompost (Laub, Pferdemist, das Ganze stark mit Erde vermischt) fand. Die Tierchen waren in diesem Kompost überall bis zu einer Tiefe von über 70 cm zu finden.

Für die vergleichend-physiologischen Untersuchungen über die Kohlensäureresistenz ausgesprochener Bodentiere gegenüber freilebenden Arten ist wohl kaum eine geeignetere Tiergruppe zu finden als die der Collembolen, da ausgesprochene Bodentiere ausgesprochenen Oberflächenformen gegenüberstehen.

Die angewandte Methode der nun folgenden Versuche war denkbar einfach. Das Prinzip bestand darin, *Onychiurus armatus* als Vertreter der Bodencollembolen und *Orchesella villosa* und *Tomocerus vulgaris*, beide Oberflächencollembolen, in Luft mit verschiedenem Kohlensäuregehalt zu setzen und vergleichend zu beobachten. Die

Schwierigkeit war, ein Gasgemisch von genau dem gewünschten CO_2-Gehalt herzustellen und es unverändert den Tieren darzubieten.

Ich konstruierte folgende Apparatur, die diese Anforderungen hinreichend erfüllte (Abb. 14).

Aus einem mit Ventilen versehenen Gummiball A wurde durch Druck Luft in eine starkwandige Druckflasche c gepreßt. Diese war vorher vollkommen mit Wasser gefüllt. Die einströmende Luft verdrängte das Wasser durch das Steigrohr s_1 in den Rundkolben C. Die Luft in der Druckflasche wird nun weitergeleitet in einen Standzylinder D, der auf der Zeichnung der Übersichtlichkeit halber zu klein und breit gezeichnet wurde. Er war in Wirklichkeit 40 cm lang und 4 cm breit und besaß vom unteren Rand des Korkes aus über seine ganze Länge eine Millimetereinteilung.

Soll nun die Luft aus der Druckflasche C übergeleitet werden, so muß zunächst der Glasschliffhahn b des Steigrohres s_2 des Meßzylinders geöffnet werden. Steht nun der Dreiweghahn c so, daß Gas in den Meßzylinder einströmen kann, dagegen der nach oben gerichtete offene Arm verschlossen ist, wird Schliffhahn a der Druckflasche geöffnet, und die Luft strömt in den Meßzylinder über. Sie strömt deshalb über, weil das in C befindliche Wasser seiner Schwere folgend wieder nach C zurückläuft und die Luft von C nach D drückt. Im Meßzylinder verdrängt die eindringende Luft das den Zylinder vorher ausfüllende Wasser durch Steigrohr s2 in den Rundkolben D'.

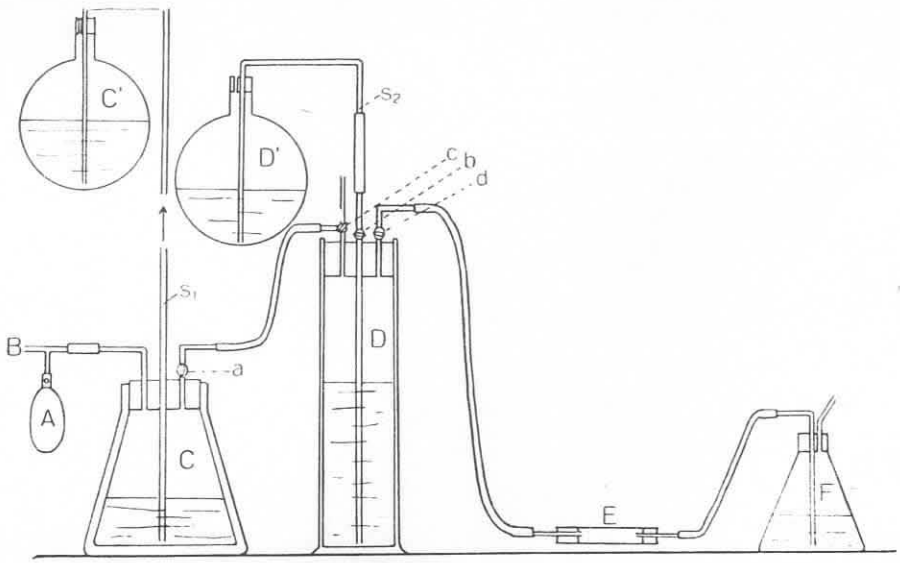

Abb. 14.

Soll nun der Meßzylinder, sagen wir bis zur Marke 27 cm, mit Luft gefüllt werden, wird der Schliffhahn b des Steigrohres im Augenblick geschlossen, in dem der Wasserspiegel bei Marke 27 cm ankommt. Jetzt wird der Hahn a der Druckflasche wieder verschlossen, und der Dreiweghahn c so gedreht, daß der Schenkel zum Meßzylinder verschlossen ist, dagegen die beiden anderen Schenkel offen miteinander kommunizieren. Wird Druckflaschenhahn a jetzt geöffnet, so strömt die restliche in der Druckflasche vorhandene Luft bei Hahn c aus der Apparatur aus, solange bis Druckflasche C wieder vollständig mit Wasser gefüllt ist.

Nachdem Hahn a wieder geschlossen ist, kann dasselbe mit CO_2 wiederholt werden, das bei B aus einer Kohlensäureflasche entnommen wird. Ist die Druckflasche C mit CO_2 gefüllt, wird Hahn a geöffnet, und eine Zeitlang CO_2 bei c ausströmen lassen, so daß sich im Schlauch zwischen a und c keine Luft, sondern nur CO_2 befindet. Dann wird der Dreiweghahn so gestellt, daß die Kohlensäure in den Meßzylinder einströmen kann, der nach oben führende Schenkel aber verschlossen ist. Wird jetzt der Steigrohrhahn b geöffnet, strömt CO_2 langsam zu, und der Wasserspiegel senkt sich im Meßzylinder. Schließe ich Hahn b ab, wenn der Meniskus die Marke 30 cm erreicht hat, dann enthält der Meßzylinder ein Luft-CO_2-Gemisch mit 10% CO_2.

Jetzt wird sofort der Meßzylinder verschlossen und längere Zeit gewartet, bis sich beide Gase gut durchmischt haben. Diesen Vorgang kann man beschleunigen, indem man den Meßzylinder mehrmals auf- und abschwenkt. Dies ist möglich, da der untere Teil des Steigrohres über Hahn b beweglich mit dem oberen in den Rundkolben weiterführenden Stück durch einen Gummischlauch verbunden ist.

Nach einiger Zeit öffnet man den Steigrohrhahn b und den bis jetzt verschlossen gebliebenen Hahn d. Das Gasgemisch wird jetzt durch d hindurch zum Beobachtungsglas E geleitet. Dort strömt es so lange durch, bis die Normalluft im Gläschen vollkommen von ihm verdrängt ist. Das in F (Waschflasche) austretende CO_2-reiche Gasgemisch verursacht dann im Barytwasser eingeleitet einen weißen Niederschlag ($BaCO_3$). Ist dies geschehen, wird der Hahn e geschlossen, und die im Beobachtungsglas sitzenden Tiere sind vollkommen von dem gewünschten CO_2-Luftgemisch umgeben.

Die Druckflasche C mit dazugehörigem Rundkolben C ist unbedingt erforderlich. Leitet man das CO_2 direkt in den Meßzylinder, so dehnt es sich in diesem noch aus, wenn das Ventil an der Kohlensäureflasche längst geschlossen ist. Man kann also ohne Druckausgleichsgefäß niemals einen genauen Meniskusstand im Meßzylinder erreichen.

Die vergleichenden Reihenuntersuchungen mit ansteigendem CO_2-Prozentsatz der Luft zeitigten folgende überraschenden Ergebnisse:

Zunächst einmal zeigten sich die Oberflächencollembolen sehr empfindlich gegen höhere CO_2-Konzentrationen ganz im Gegensatz zu *Onychiurus*, der außerordentlich hohe CO_2-Konzentrationen, ohne sein normales Verhalten im geringsten abzuändern, vertrug.

Anfangs war es meine Absicht, die Konzentrationen zu bestimmen, bei welcher die betreffenden Tiere eingingen. Dieser Zeitpunkt war aber nicht mit Sicherheit festzustellen, da die Tiere vorher in vollkommene Starre fielen, und der Moment des Todes nicht festzustellen war. Ich beschränkte mich also darauf, die Konzentration festzustellen, bei der die Tiere ihr normales Verhalten aufgaben, und die Konzentration, bei der die Tiere in vollkommene Starre fielen.

Das normale Verhalten der Oberflächenformen *Orchesella* und *Tomocerus* zeigte sich in geregelten Sprung- und Laufbewegungen sowie schneller Umkehrbewegungen, Ausstülpen und Anheften des VT. Bei *Onychiurus* betrachtete ich geregeltes Laufen, schnelle Umkehrbewegung, Ausstülpen und Anheften der VT.-Endbläschen als normales Verhalten.

Zu jeder Beobachtung in einem bestimmten Luft-CO_2-Gemisch verwandte ich 10 Tiere der betreffenden Art.

Tab. 8a und b gibt die Aufzeichnungen je einer Reihenuntersuchung mit zunehmender CO_2-Konzentration bei *Orchesella villosa* und bei *Onychiurus armatus*.

Tabelle 8a.

Verhalten von *Orchesella villosa* in ansteigender CO_2-Konzentration der Luft.

CO_2-% der Luft	
0— 5%	1% CO_2: Kurz nach Einwirken des Gasgemisches werden die Beine verkrampft. Bei mehreren Tieren Anheften des VT. Keine schnelle Umkehrbewegung, lebhaftes Zappeln mit den Beinen. Nach 20 Min. selbständige Laufbewegungen der meisten Tiere. Keine Sprünge. Laufbewegungen werden sicherer. Umkehrbewegung nach 30 Min. wieder normal. 2% CO_2: Kurz nach Beginn Verkrampfen der Extremitäten. Die Tiere fallen um. Bei 2 Tieren noch Anheften des VT. Nach 10 Min. laufen einige Tiere kurze Zeit relativ normal, dann wieder Zusammenkrümmen. Keine normale Umkehrbewegung mehr. Im Laufe einer Stunde ändert sich das Verhalten nicht mehr.
5—10%	5% CO_2: Tiere zusammengekrümmt. Extremitäten angezogen. Nach 15 Min. beim Schütteln lebhaftes Zappeln. VT. wird von Zeit zu Zeit extrem weit ausgestülpt. Nach 1 Stunde wurde geöffnet. Tiere streckten sich und liefen davon. Sprungreaktion noch träge.

10—15%	13% CO_2: Nach kurzem Herumspringen fallen die Tiere um. Krampfartiges Zittern der Beine und Antennen. Nach 20 Min. zappeln 2 Tiere lebhaft. Keine Umkehrreaktion. VT. nicht mehr ausgestülpt. Nach dem Öffnen werden die Tiere schnell wieder normal.
15—20%	20% CO_2: Nach kurzem wildem Springen krümmen sich die Tiere zusammen. Nach 20 Min. zappeln einige Tiere noch mit Beinen und Antennen. VT. nicht mehr ausgestülpt. Nach dem Öffnen kamen fast alle Tiere langsam wieder zu sich.
20—25%	22% CO_2: Nach kurzem Springen fallen die Tiere in vollkommene Starre. Nach 20 Min. bei einem Tier krampfhaftes Zittern der Extremitäten. Nach 40 Min. auch bei starkem Schütteln keine Bewegung mehr. Nach dem Öffnen zappeln die Tiere sofort mit den Beinen. Alle Tiere kamen langsam wieder zu sich. 23% CO_2: Alle Tiere krümmen sich zusammen und verbleiben die Beobachtungszeit über bewegungslos. VT. nicht ausgestülpt. Nach dem Öffnen kamen alle Tiere langsam wieder zu sich.

Es ist zu sehen, daß *Orchesella villosa* schon bei 1—2% CO_2 der Luft kein normales Verhalten zeigt. Der verkrampfte Zustand der Tiere nimmt mit zunehmender CO_2-Konzentration immer mehr zu, bis die Tiere bei 21—22% CO_2 der Luft vollkommen in Starre fallen. Der Zeitpunkt des Todes ist dann nicht mehr zu bestimmen.

Als Testzeit, die die Tiere in einer bestimmten CO_2-Konzentration beobachtet wurden, wählte ich 1 Stde. Man kann nun einen berechtigten Einwand machen und sagen, die Tiere gehen schon in einer geringeren CO_2-Konzentration ein, es dauert dann nur länger. Ich konnte nun beobachten, daß Tiere in einer mittleren CO_2-Konzentration länger als 1 Tag ihren Anfangszustand nicht änderten, d. h. in ihrem verkrampften Zustand verharrten und beim Schütteln des Glases noch lebhaft zappelten. Trotzdem ist es durchaus denkbar, daß sie nach noch längerem Warten doch schließlich eingegangen wären. Ich verzichtete deshalb auf derartig zeitraubende Untersuchungen und begnügte mich mit der angegebenen Beobachtungszeit. Sehr oft war auch zu bemerken, daß sich der anfänglich verkrampfte Zustand der Tiere nach einiger Zeit sichtlich gebessert hatte, und die Tiere nun sehr viel geregeltere Bewegungen ausführten.

Die Veränderung im Verhalten der Tiere trat sofort ein, wenn sie von dem Gasgemisch umgeben waren. Meist erfolgte zunächst ein kurzes wildes Herumspringen, bis die Tiere erschöpft und verkrampft auf die Seite fielen. Da sie kein Tracheensystem besitzen, in dem sie Vorratsluft speichern könnten, wirkt die umgebende

Tabelle 8b.

Verhalten von *Onychiurus armatus* in ansteigender CO_2-Konzentration der Luft.

CO_2-% der Luft	
0— 5%	5% CO_2: Nach kurzem Einrollen (2 Min. lang) streckten sich die Tierchen wieder und liefen schnell und sicher. Umkehrbewegung normal. VT. wird zeitweise zum Anheften ausgestülpt.
5—10%	10% CO_2: Nach anfänglichem Einrollen laufen die Tierchen vollkommen normal. Der VT. wird zum Anheften ausgestülpt. Umkehrbewegung sicher.
10—15%	15% CO_2: Zu den Tieren der vorhergehenden Versuche kamen 5 Frischtiere. Während die alten Tiere wenig oder gar keine Schockwirkung zeigten (Einrollen), trotz kurzer dazwischenliegender Durchlüftung, rollten sich alle Frischtiere zusammen. Nach 3 Min. waren auch die Neuen vollkommen normal. Der VT. wurde zeitweilig angeheftet.
15—20%	20% CO_2 ohne vorhergehende Durchlüftung. Die Tiere zeigten keine Schockwirkung (Einrollen). Laufen und Umkehrbewegung normal. Der VT. wird zum Anheften gebraucht.

20—25%	25% CO_2: Tiere laufen normal und sicher. Der VT. wird zeitweilig zum Festheften benutzt. Umkehrbewegung schnell und sicher.
25—30%	30% CO_2: Keine Schockwirkung. Verhalten unverändert. Zeitweise wird der VT. zum Anheften ausgestülpt.
30—35%	35% CO_2: Keine Schockwirkung. Tiere laufen immer noch normal. VT. wird nach wie vor zum Anheften ausgestülpt. Umkehrbewegung sicher.
35—40%	40% CO_2: Tiere verhalten sich ruhig. VT. zum Festhalten ausgestülpt. 1 Tier noch normale Laufbewegung. Umkehrbewegung träge. Tiere zappeln dabei heftig mit den Beinen.
40—45%	45% CO_2: Tierchen meist gestreckt. Kein Ausstülpen des VT. Tierchen fallen ab. Zuweilen Zappeln mit Beinen und Fühlern.
45—50%	50% CO_2: Tierchen vollkommen starr, teilweise eingerollt. VT. nicht ausgestülpt.

Bis hierhin machten alle Tiere von der Konzentration 20% CO_2 aufwärts die Konzentrationsleiter ohne vorhergehende Durchlüftung mit.

Anhang: 10 Tiere wurden direkt in 35% CO_2 gesetzt. Nach kurzem Einrollen streckten sich die Tierchen und blieben vollkommen starr. Der VT. wird nicht ausgestülpt. Nach 20 Min. selbständige relativ sichere Laufbewegungen. Der VT. wird jetzt wieder zum Anheften gebraucht. Umkehrbewegung normal.

Atmosphäre sofort auf sie ein. Ob besondere Rezeptoren den Tieren die Kohlensäure anzeigen, ist fraglich. Das anfänglich wilde Herumspringen ließe derartiges vermuten. Aber auch nach Wegnahme der Antennen konnte ich das wilde Springen beim Einlassen des Gasgemisches beobachten.

Vom Verhalten der *Orchesella villosa* in der Reihe der ansteigenden CO_2-Konzentration unterschied sich das von *Tomocerus vulgaris* in einer ähnlichen Versuchsreihe nicht wesentlich. Bei *Tomocerus* konnte ich nur ein leichtes Vibrieren der Fühler noch bei 24% CO_2 bei einzelnen Tieren beobachten. Höhere Konzentrationen bewirkte auch hier vollkommene Starre.

Von der Herstellung von Gasgemischen in Bruchteilen eines Prozentes sah ich ab, da, wie die Tabellen zeigen, auch so der Unterschied in der Kohlensäureresistenz der Bodentiere gegenüber den auf der Erdoberfläche lebenden deutlich zum Ausdruck kommt.

Während die Oberflächentiere schon bei 1—2% CO_2 der Luft ihr normales Verhalten stark abänderten, hielt *Onychiurus* Konzentrationen bis über 35% noch ohne irgendwelche Anzeichen einer Schädigung aus, Konzentrationen also, bei denen *Tomocerus* und *Orchesella* nicht mehr lebensfähig sind.

Daß auch *Onychiurus* bei noch höheren CO_2-Konzentrationen relativ schnell eingeht, könnte man ebensogut auf den dann eintretenden O_2-Mangel zurückführen. Denn mit einer Steigerung des CO_2-Gehaltes wird automatisch auch die O_2-Konzentration zurückgedrängt. Bei einer CO_2-Konzentration von 50% würde der O_2-Gehalt dieses Gasgemisches nur noch die Hälfte vom Sauerstoffgehalt der Normalluft betragen. Wie wir später sehen werden, sind die Tierchen aber in der Lage, den O_2 fast 100%ig auszunutzen, so daß die Schädigungen unbedingt der hohen CO_2-Konzentration zuzuschreiben sind.

Es ist ferner bemerkenswert, daß Tierchen, unmittelbar in eine höhere CO_2-Konzentration gebracht, eine Schockwirkung zeigen und längere Zeit brauchen, um sich an ihre neue Umgebung anzupassen. Tierchen, die stufenweise langsam die Konzentrationsleiter durchlaufen, passen sich dagegen leichter an die nächstfolgende höhere Konzentration an (Tab. 8b) und zeigen wenig oder keine Schockwirkung.

Interessant ist vor allem das Verhalten speziell des VT. in diesen Versuchen. Er wird bei *Onychiurus* bis zu Konzentrationen von 35—40% CO_2 zum Anheften verwendet, nicht andauernd, sondern zeitweilig wie in normaler Atmosphäre. Bei *Orchesella* und *Tomocerus* wird er dagegen nur noch selten bis zu 2—4% CO_2 der Luft zum Anhaften verwendet. Bei 5% CO_2 konnte ich mehrmals bei diesen Tieren ein kurzes (2 Sek. etwa) extrem weites Ausstülpen der Endbläschen beobachten, auch dann, wenn die Tierchen auf der Seite oder dem Rücken lagen. Bei höheren Konzentrationen wurden die Bläschen jedoch nicht mehr ausgestülpt. Dieses Verhalten stimmt mit dem höherer Insekten überein, die in hohen CO_2-Konzentrationen ihre Stigmen verschließen. Auch diese Beobachtungen sprechen für eine Atemfunktion des VT. Das Anheften der Endbläschen erfolgte auch in diesen Versuchen nur, wenn ich für genügend Feuchtigkeit im Beobachtungsglas sorgte.

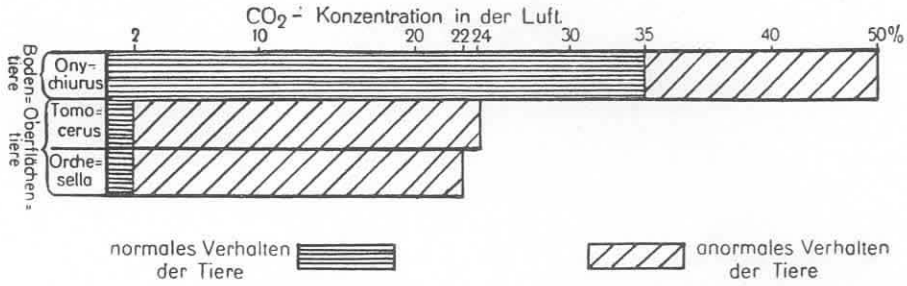

Abb. 15.

Abschließend soll Abb. 15 den großen Unterschied in der Kohlensäureresistenz der Oberflächentiere *Orchesella* und *Tomocerus* gegenüber dem Bodentier *Onychiurus* noch einmal verdeutlichen.

Untersuchungen über die Atmung der Collembolen in einer Luftblase unter Wasser.

Es ist zweifellos, daß Collembolen, besonders die Bodentiere öfters in die Lage kommen, unter Wasser länger andauernde Platzregen oder gar Überschwemmungen zu überleben. Die Frage ist nun, wie die Tiere sich in solchem Falle verhalten.

Füllt man ein Becherglas, in dem sich Collembolen befinden, mit Wasser auf, so kann man stets feststellen, daß Bodencollembolen sowie die Oberflächentiere sofort nach oben steigen und auf der Wasseroberfläche herumlaufen oder springen. Die Oberflächenhaut des Wassers ist fest genug, die Tierchen lange Zeit zu tragen. Die Tierchen bleiben dabei vollkommen unbenetzt. Vor allem wird die wasserabstoßende Cuticula *(Tomocerus, Onychiurus)*, z. T. auch die Behaarung *(Orchesella)* diese Unbenetzbarkeit verursachen.

Tritt nun in freier Natur eine derartige Überschwemmung ein, so wird es einem Großteil der Oberflächenformen leicht sein, zur Wasseroberfläche aufzusteigen, wo den Tieren die Gelegenheit gegeben ist, sich auf schwimmenden Gegenständen ins Trockene zu retten. Dagegen werden die Bodencollembolen, die sich in engen Erdspalten bis über 25 cm Tiefe (Frenzel) befinden, wohl vollkommen vom Wasser ein-

geschlossen werden. Dies kann natürlich auch Oberflächenformen passieren, die sich im ungünstigen Zeitpunkt unter Steinen oder unter großen Laubblättern befinden.

Wie man im Versuch leicht nachweisen kann, umgeben sich die Collembolen, drückt man sie unter die Wasseroberfläche, dank ihrer Unbenetzbarkeit, sofort mit einer dünnen Luftblase. Diese Luftblase umschließt das Tier mit ihrer Oberflächenhaut wie ein enger Kerker. Es ist also den Tieren nicht möglich, mit ihrer Luftblase unter Wasser herumzulaufen, sondern die Luftblase klebt unverrückbar an dem Gegenstand, der sie unter Wasser festhält.

Kommt der zunächst relativ dünne Luftfilm mit im Wasser aufsteigenden kleinen Luftblasen in Berührung, verschmelzen diese sofort mit ihm, und der Luftraum, der dem Tier zur Verfügung steht, wird größer. Dasselbe geschieht, wenn zwei oder mehrere Tiere mit ihren Luftfilmen aufeinandertreffen. Die Tierchen liegen dann kurz darauf eng zusammengepreßt in einer gemeinsamen Lufthaut.

Zunächst wird uns nun interessieren, wie lange die Tiere in ihrem Luftmantel unter Wasser leben können.

Onychiurus lebte am längsten. Es dauerte von montags 11 Uhr bis Mittwochmittag 15 Uhr, bis die Tierchen keine Reizreaktion mehr zeigten. Meist verhielten sich die Tiere ruhig, und nur auf Reiz hin zappelten sie in ihrem Luftmantel. Beine und Fühler waren von der Oberflächenhaut des Bläschens umgeben. Gereizt wurde ganz selten durch kurzes Drücken auf den Gummistopfen, mit dem das Reagenzglas verschlossen war. Dadurch wurde der Luftdruck in der kleinen Luftblase vorübergehend erhöht, worauf die Tiere mit Zappeln reagierten.

Morgens 9 Uhr eingesetzte *Orchesella villosa* waren abends nach 17 Uhr noch lebendig. Am nächsten Morgen dagegen war der Luftfilm verschwunden, und die Tiere waren tot nach unten gesunken. Ebenso war das Ergebnis bei *Tomocerus vulgaris*.

Die Tiere verhielten sich während der Beobachtungszeit fast bewegungslos. Der VT. war bei allen Tieren am Abend des 1. Tages extrem weit ausgestülpt.

Interessant aber rätselhaft erschien mir folgende Beobachtung: Saßen mehrere *Onychiurus* in einer gemeinsamen kleinen Luftblase, so konnte man sie lebhaft darin herumlaufen sehen. Dies dauerte dann 1—2 Tage, dann war zu beobachten, daß die Luftblase auf einmal leer war, und die Tierchen lebhaft mit ihrem Körper im Wasser auf der Blasenhaut außen herumliefen. Wie sich der Übergang vollzog, habe ich leider nie beobachten können. Dieser Vorgang ist nur so zu erklären, daß die Unbenetzbarkeit der Tierchen nachläßt.

Oft erholten sich auch Tierchen, deren Lufthaut verbraucht war, und die nach unten gesunken und völlig bewegungslos waren, nach dem Herausfischen langsam wieder. Dies war jedoch nicht immer der Fall. Man kann sagen, daß die Tierchen nach dem Verbrauch ihres Luftmantels nicht mehr lange lebensfähig bleiben. Das Verhalten des VT. von *Onychiurus* war in der Luftblase mit nicht genügender Sicherheit zu beobachten.

Wiederholt man dieselben Versuche mit gut ausgekochtem Wasser, so stellt man fest, daß die Tiere wesentlich früher eingehen. Der Luftfilm scheint zunächst von

vornherein etwas dünner zu sein. Nach 3 Stdn. ist er bei *Orchesella* vollkommen aufgebraucht, und die Tiere gehen ein. *Onychiurus*, mittags 15,30 Uhr in ausgekochtes Wasser eingesetzt, waren am nächsten Morgen ebenfalls alle tot.

Das Festhalten eines Luftreservoirs unter Wasser fordert zu einem Vergleich mit den Hydrophiliden heraus. Diese Wasserinsekten besitzen ebenfalls einen Luftvorrat in Form eines dünnen Luftfilms, der durch die feinen Körperhaare der Bauchseite festgehalten wird und von Zeit zu Zeit an der Wasseroberfläche erneuert werden muß.

Dieser dünne Luftfilm wirkt als „physikalische Kieme". Dem Luftvorrat wird durch die Atmung dauernd CO_2 entzogen, wodurch der Partialdruck dieses Gases in diesem Luftreservoir sinkt. Die Folge davon ist, daß aus dem Wasser wieder O_2 nachströmt. Aus diesem sich dauernd mit O_2 erneuernden Luftvorrat können die Tiere daher lange unter Wasser atmen (Herter).

Da die von mir untersuchten Arten Hautatmer sind, die festgehaltene Luft die Tiere ganz umgibt, sind die Voraussetzungen auch hier für das Funktionieren einer „physikalischen Kieme" gegeben.

Man kann zunächst den schnellen Verbrauch des Luftvorrats in ausgekochtem Wasser so deuten, daß das Luftbläschen vom gasarmen Wasser absorbiert wird, oder

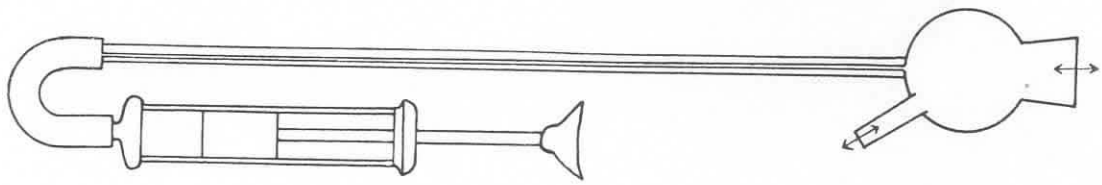

Abb. 16.

man muß annehmen, daß der veratmete O_2 vom Wasser aus nicht mehr erneuert werden kann, und die Tiere daher schneller ersticken. Sicher tragen beide Vorgänge dazu bei, daß die Tierchen sehr schnell eingehen.

Wie die Verhältnisse tatsächlich liegen, wurde durch genaue O_2-Messungen der Luftblase mittels der Utrechter Pipette zu klären versucht.

Da der Luftmantel eines einzelnen Tieres für genaue Untersuchungen mit der Pipette zu klein ist, wurden 10 *Orchesella villosa* in einer Luftblase von 0,5 ccm Inhalt atmen gelassen. Die Aufgabe bestand nun darin, den O_2-Gehalt dieser Luftblase in verschiedenen Zeitabständen genau zu ermitteln.

Den Gebrauch der Utrechter Pipette nach C. Schlieper erläutert Abb. 16.

Sie besteht in der Hauptsache aus einer Glasglocke A, die offen mit einer Kapillare (1,5 mm) B in Verbindung steht und außerdem ein kurzes Ansatzstück C besitzt.

Die zu untersuchende Luftblase wird zunächst unter Wasser in A aufgefangen und mit Hilfe einer dem oberen Ende der Kapillare ansitzenden Injektionsspritze D in die Kapillare B eingesaugt. Die Injektionsspritze setzte ich an Stelle der vorher üblichen Schlauchklemme. Sie bietet ohne Zweifel eine größere Sicherheit im Gebrauch der Pipette und verdient, in den physiologischen Praktika zu diesem Zweck Verwendung zu finden.

Vor dem Einziehen der zu untersuchenden Blase in die Kapillare ist darauf zu achten, daß diese bis zum Spritzkolben vollkommen mit Wasser gefüllt ist und keine Luft mehr enthält. Sitzt die Luftblase in der Kapillare, so muß eine Zeitlang gewartet werden, bis sie sich der Temperatur des die Kapillare umgebenden Wassers angepaßt hat. Dann wird die Länge der Luftsäule in der

Kapillare notiert. Nach dem Herausnehmen der Pipette wird die Hauptöffnung der Glasglocke verschlossen und durch Ansatzstück C eine sauerstoffabsorbierende Flüssigkeit (STOCKsche Flüssigkeit nach SCHLIEPER) eingefüllt, mittels der Spritze die Luftblase in die Glocke zurückgedrückt und das Ansatzstück mit einem Pfropfen verschlossen. Unter Wasser wird jetzt 5 Min. geschüttelt, bis der O_2 der Blase von der STOCKschen Flüssigkeit aufgenommen ist. Ist das Ansatzstück wieder geöffnet, kann die Blase in die Kapillare zurückgezogen und nach einiger Zeit (Temperaturausgleich) ihre Länge gemessen werden. Der Unterschied der ersten zur zweiten Messung gibt dann den Prozentsatz des in der untersuchten Blase enthaltenen O_2 an.

Ich ging nun so vor: In eine Anzahl Reagenzgläser wurden je 10 *Orchesella villosa* gesetzt und anschließend alle Reagenzgläser mit Wasser gefüllt. Die Gläschen wurden dann mit der Öffnung nach unten senkrecht in eine flache, mit Wasser gefüllte Schale eingestellt. Mittels einer kleinen Injektionsspritze wurde in jedes Reagenzglas 0,5 ccm Luft von unten her eingespritzt. Die aufsteigende Luftblase nahm im geschlossenen Ende des Gläschens die 10 Tiere auf.

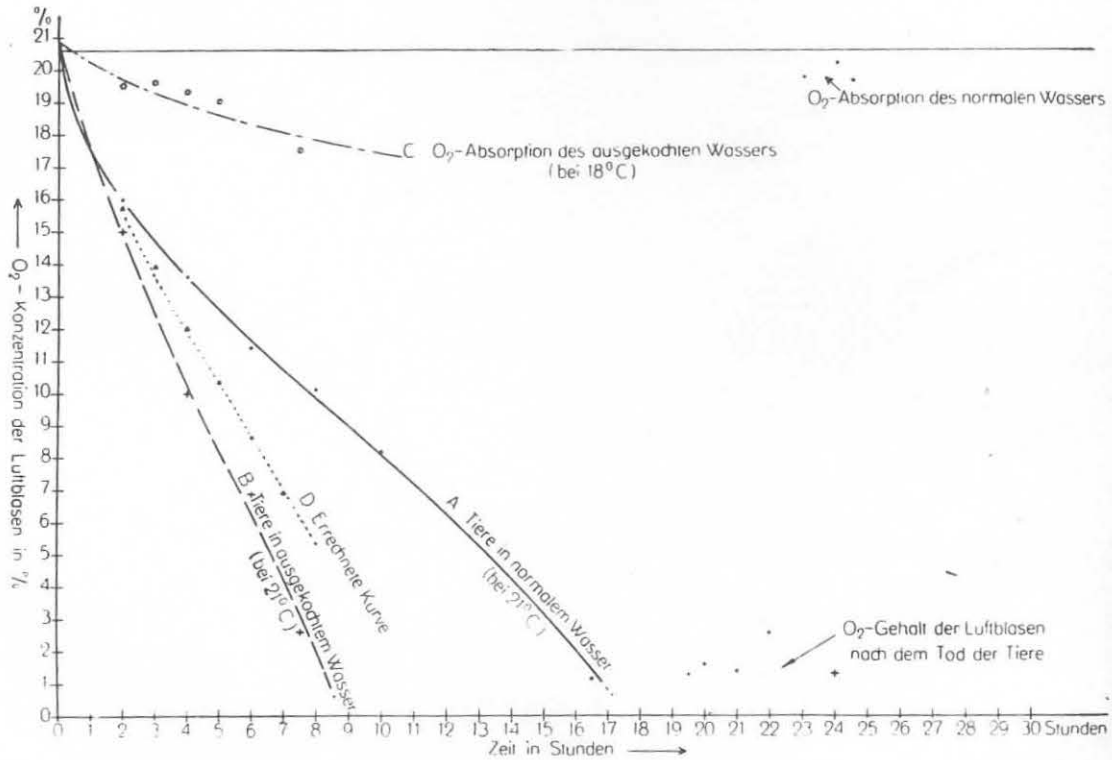

Abb. 17.

Diese Luftblasen wurden jetzt im Abstand von 2 Stdn. nacheinander auf ihren jeweiligen Sauerstoffgehalt untersucht. Das Ergebnis zeigt Kurve A in Abb. 17. Der Sauerstoff in den einzelnen Luftblasen nahm mit der Zeit kontinuierlich ab bis zu einem Gehalt von 1,1% der Luft. Dann gingen die Tierchen ein. Die Tierchen blieben beim Einziehen der Blase in die Kapillare in der Glasglocke A zurück. Ich konnte dann unter dem Binokular feststellen, daß diese Tiere, nachdem sie 16 Stdn. in der Blase waren, noch Leben zeigten (geringes Vibrieren der Antennen). Da zu diesem Zeitpunkt der O_2-Gehalt der Blase nur noch 1,1% betrug, mußten die Tierchen also den O_2 bis zu einem derartig geringen Prozentsatz ausnutzen können. Untersuchungen der Bläschen nach dieser Zeit, nachdem ihre Tierchen schon teil-

weise untergesunken waren, ergaben wieder etwas höhere Prozentsätze, da vom Wasser aus wieder O_2 in die Blase hatte diffundieren können.

Kurve B zeigt nun die Ergebnisse derselben Versuche mit ausgekochtem Wasser. Die Kurve nimmt einen wesentlich steileren Verlauf. Der Sauerstoffgehalt der Blasen nimmt sehr viel schneller ab, und die Tierchen leben nur etwa halb so lange wie ihre Vergleichspartner in normalem Wasser.

Kurve C gibt an, wieviel Sauerstoff allein das ausgekochte Wasser in der gleichen Zeit absorbiert. Die Versuchsanordnung war dieselbe, nur daß keine Tiere eingesetzt wurden.

Man könnte nun annehmen, daß der schnelle O_2-Verbrauch, den Kurve B zeigt, lediglich durch die O_2-Absorption des ausgekochten Wassers zustande kommt.

Zählt man aber die Werte der Kurve C den Werten der Kurve B zu, so erhält man eine neue Kurve, die etwa zwischen A und B zu liegen kommt (D). Dabei bleibt aber unberücksichtigt, daß die Absorption des O_2 durch das ausgekochte Wasser immer mehr abnimmt, je geringer die O_2-Konzentration in der Blase ist.

So zeigt z. B. Kurve B nach 4 Stdn. eine O_2-Konzentration von 10% an. Die O_2-Absorption des Wassers wäre also zu diesem Zeitpunkt etwa halb so groß als die Absorption aus normaler Luft. Die errechnete Kurve D müßte sich also in ihrem Verlauf nach Berücksichtigung dieser Tatsache, immer mehr der Kurve B nähern, um schließlich mit ihr, wenn der Sauerstoff verbraucht ist, zusammenzutreffen.

Haben wir nun festgestellt, daß die Absorption von O_2 durch das ausgekochte Wasser nur eine geringe Rolle spielt, so läßt die Differenz von Kurve A zu B nur den einen Schluß zu, daß die Tiere in den Luftblasen im normalen Wasser laufend eine O_2-Zufuhr aus dem Wasser beziehen, die den Tieren in ausgekochtem Wasser fehlt.

Die aufgestellte Behauptung kann man noch durch folgende Rechnung unterstützen: Wir haben, wie schon beschrieben, für eine *Orchesella villosa* einen durchschnittlichen O_2-Verbrauch von 0,013 cmm pro Minute festgestellt. Einen ungefähr in der gleichen Größenordnung liegenden Verbrauch kann man aus den beiden Kurven A und B errechnen.

Die Gasblase enthält genau 500 cmm Luft, bei 20,6% O_2 der Luft also 103 cmm reinen O_2.

Mit der Utrechter Pipette wurde ein Sauerstoffgehalt von 20,6% der Normalluft im Durchschnitt festgestellt. Ermittelte Werte: 20,6; 20,7; 20,6; 20,6; 20,6; 20,6%.

Betrachten wir zunächst Kurve A. Nach 4 Stdn. wurde ein O_2-Gehalt von 13,6% ermittelt, das würden umgerechnet auf 500 cmm Luft noch 68 cmm sein. Nach 8 Stdn. enthält die Blase bei 10,1% O_2 nur noch 50,5 cmm O_2. In 4 Stdn. wurden danach 17,5 cmm O_2 von 10 Tieren verbraucht, in 1 Stde. von 1 Tier 0,437 cmm und in 1 Min. 0,007 cmm O_2.

In Kurve B ergibt die Rechnung, aufgestellt zwischen dem O_2-Verbrauch nach 2 und nach 5½ Stdn. einen Sauerstoffverbrauch von 0,019 cmm für 1 Tier pro Minute. Der Wert, der mit dem Kroghschen Manometer in trockener Atmosphäre ermittelt wurde (0,013 cmm), liegt also dazwischen.

Betrachtet man ihn als Standardwert der Atmungsgröße eines Tieres pro Minute, so liegt es nahe, den Betrag, der darüber hinaus in Kurve B ermittelt wurde, der O_2-Absorption des ausgekochten Wassers zuzuschreiben.

Hätten dagegen die Tiere in Kurve A eine Atmungsgröße von 0,013 cmm pro Tier und Minute, dann wären sie mit dem gegebenen O_2 von 17,5 cmm keine 4 Stdn. ausgekommen. Es muß ihnen also zusätzlich vom Wasser aus O_2 zugeführt worden sein.

Die gleichen Versuche mit *Onychiurus* scheiterten, weil die Gasbläschen so klein gewählt werden mußten, daß genaue Messungen unmöglich waren.

Ich bin aber auch hier der Überzeugung, daß ihre Atmung unter Wasser nach dem Prinzip der „physikalischen Kieme" verläuft, zumal die relativ große Oberfläche der sehr kleinen Luftbläschen der Einzeltiere den Gasaustausch zwischen Wasser und der Atemluft weitgehend begünstigt.

Wir haben durch O_2-Messungen mit der Utrechter Pipette festgestellt, daß *Orchesella* in einer O_2-Konzentration von 1,1% gerade noch lebensfähig waren.

Ich hoffte nun, denselben Wert auch bei meinem Apparat, mit dem ich die CO_2-Resistenz bestimmte, zu finden. An Stelle der CO_2-Flasche war dann nur eine N_2-Flasche zu setzen und so lange den N_2-Gehalt der Luft zu steigern, bis die Tiere eingingen. Die Tierchen waren nach dieser Methode aber noch in 100%igem Stickstoff lebensfähig. Die O_2-Verunreinigungen des technischen Stickstoffs reichten also aus, die Tiere über 1 Tag lang am Leben zu halten.

Um alle Fehler dabei zu vermeiden, wurden die Tierchen in einer Gasmaus, die vorn und hinten gut eingefettete Schliffhähne besitzt, direkt an die N_2-Flasche angeschlossen. Angefeuchtet wurde der Innenraum der Gasmaus mit wenigen Tropfen ausgekochten Wassers. Die Tierchen überlebten dann einen mehrere Stunden lang fließenden N_2-Strom und hielten bei verschlossenen Hähnen länger als 1 Tag aus. Während kleine Tiere, Jungtiere von *Orchesella* und *Tomocerus*, außerdem *Onychiurus*, in dieser Atmosphäre vollkommen normal waren und teils sogar lebhaft sprangen, zeigten die großen Tiere *(Orchesella* und *Tomocerus)* schon starke Ausfallserscheinungen. Sie fallen zeitweilig um und zappeln längere Zeit mit den Extremitäten. Der VT. wird an feuchter Wand zum Anheften ausgestülpt. Nach mehreren Stunden laufen sie zeitweilig wieder relativ normal.

Wiederholt man den Versuch in trockener Gasmaus, so leben die Tiere etwa ½—1 Stde., dann sind sie ausgetrocknet. Von Anfang an kann man dann aber beobachten, daß die Tiere, auch wenn sie auf der Seite liegen, sehr oft lang andauernd ihren VT. ausstülpen.

Reinen Stickstoff stellte ich her, indem ich eine 2 l fassende Waschflasche mit 300 ccm STOCKSCHER Flüssigkeit und N_2 füllte. Dann wurde wiederholt sehr lange beides durcheinandergeschüttelt und mehrere Stunden stehen gelassen. Der so von O_2 befreite technische N_2 wurde durch ausgekochtes Wasser ausgetrieben und in die Gasmaus eingeleitet.

Orchesella und *Tomocerus* gingen sofort ein. *Onychiurus* lebte noch längere Zeit in dieser Atmosphäre. Man muß annehmen, daß immer noch Spuren von O_2 vorhanden waren.

WIGGLESWORTH gibt an, daß verschiedene Insekten (Termite *Termopsis*, *Drosophila*-Puppen, *Tenebrio*-Puppen) O_2-Konzentrationen bis zu 2—3% ohne Schaden überleben.

Bis zu diesen Konzentrationen ändern auch *Orchesella* und *Tomocerus* ihr normales Verhalten nicht. Dagegen ist *Onychiurus* zweifellos in der Lage, noch tiefere Konzentrationen ohne weiteres zu überleben.

Diskussion.

Die Beobachtungen und Ansichten anderer Autoren über die Bedeutung des VT. sind schon im Text angeführt worden. Experimentelle Arbeiten über das VT.-Problem, sowie über die Atmungsphysiologie der Collembolen liegen, soweit mir bekannt, noch nicht vor. Es fehlt der Diskussion daher die Grundlage zu einer fruchtbaren Auseinandersetzung mit anderen Autoren.

Wir haben also festgestellt, daß der VT. der Collembolen zum Festheften an glatten Wänden dient, ferner daß er als Atmungsorgan angesehen werden muß. Die Behauptung, er diene zur Wasseraufnahme, erwies sich als unrichtig[1]).

Es erhebt sich nun die Frage nach dem biologischen Sinn des VT., d. h. nach dem Vorteil, den er den Tierchen im Freileben bietet.

Nimmt man mit HOFFMANN an, der unpaare VT. sei aus einer Verschmelzung und Umwandlung zweier Extremitäten hervorgegangen, so setzt dieser Vorgang eine derart phylogenetische Zielstrebigkeit voraus, die eigentlich nur eine biologische Zweckdienlichkeit des Organs zum Effekt haben kann.

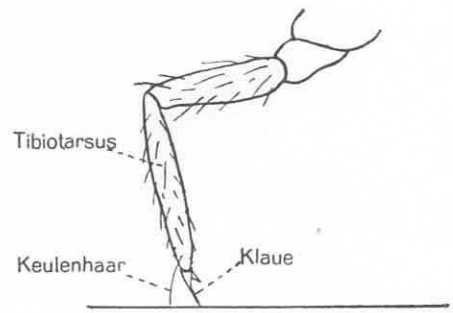

Abb. 18. Normale Beinstellung der Collembolen (nach HANDSCHIN)

Als erstes wurde klar die Adhäsionsfunktion des Organs erkannt. Es ist im Grunde nicht recht einzusehen, daß ein derartig kompliziertes Organ nötig ist, nur um ein eventuelles Abrutschen der Tierchen zu verhindern, wo doch ein Abfallen den Tierchen bei so geringem Körpergewicht bestimmt nichts schaden kann, und sie außerdem in der Lage sind, ohne Mühe auf glatter überhängender Wand zu klettern. Diese Überlegungen haben FALKENHAN veranlaßt, eine Haftfunktion des Organs in Abrede zu stellen.

Man kann für die Haftfunktion des VT. vielleicht folgende Erklärung finden: Wie allgemein bekannt, fehlen den Collembolen meist die eigentlichen Tarsen oder sind mit den Tibien zum einheitlichen Tibiotarsus verwachsen. Die Tierchen stehen demnach auf dem Klauenglied, und zwar, wie die Beobachtung lehrt, so auf der Klaue, daß nur deren Spitze und das am Ende des Tibiotarsus ansitzende Keulenhaar, ein äußerst feines Haar, die Unterlage berühren (HANDSCHIN) (Abb. 18, S. 465).

1) SEDLAG, dessen Arbeit mir erst nach Beendigung der meinigen zugänglich war, hält den VT. für ein Organ der Wasseraufnahme. Tiere, auf feuchtes, mit Neutralrot gefärbtes Filtrierpapier gesetzt, zeigten nach einigen Stunden in vielen Fällen — nicht immer — einen stark angefärbten VT., aber auch Kopf, Thorax, Klauen, Abdomen, Furca werden häufig mehr oder weniger stark angefärbt. Gegen seine Untersuchungsmethode lassen sich daher berechtigte Einwände erheben.

Man kann sich nun leicht vorstellen, daß bei einem derartigen Stand ein Abgleiten den feinen Klauenspitzen und Keulenhaaren nicht dienlich ist. Eine Beschädigung derselben wäre bei öfterem Rutschen auf die Dauer unvermeidlich.

Eine Bemerkung STREBELS ist geeignet, meine Auffassung zu bekräftigen. Er schreibt:

„Den Säckchen des VT. fällt offenbar die Aufgabe zu, die Beine zu unterstützen, wenn ein Abgleiten droht, und sie an schiefen, senkrechten und Deckenflächen zu entlasten, so daß sie nach anstrengender Kletterarbeit die Ruhehaltung einnehmen können."

Auch das Anheften des VT. nach dem Sprung gegen eine Deckenfläche ist unbedingt erforderlich. Die zarten Klauenspitzen sind nicht in der Lage, nach einem derartigen Sprung sich sofort in die geringen Unebenheiten einer Glasscheibe z. B. einzuhaken. Wäre der VT. nicht vorhanden, wären solche Sprünge sinnlos, die Tiere müßten sofort wieder abfallen.

Würde meine immerhin gut fundamentierte Hypothese von der Schwerpunktsverlagerung während des Sprunges zutreffen, so hätten wir einen geschlossenen Funktionskomplex des VT. vor uns, der den Tieren in freier Natur die größtmöglichste Sicherheit beim Laufen und Springen bietet.

Für eine Atmungsfunktion des Organs sprechen zunächst einmal die Ergebnisse, die mit dem KROGHschen Manometer erzielt wurden, ferner, daß die VT.-Endblase in höherer CO_2-Konzentration nicht geschwellt, dagegen in relativ niederer CO_2-Konzentration zeitweilig extrem weit ausgestülpt werden; dann, daß die Bläschen in sehr stickstoffreicher Umgebung lange Zeit weit ausgestreckt werden. Dies war in der Gasmaus, durch die Stickstoff geleitet wurde, festzustellen und auch bei Tieren, die in einer Luftblase unter Wasser schon längere Zeit den Sauerstoff veratmet hatten. Ferner spricht für eine Atmungsfunktion der Bau des ganzen Organs, die Dünnhäutigkeit der Endbläschen, ihre relativ große Oberfläche, sowie die Tatsache, daß sie bei jeder Schwellung stark durchblutet werden. Außerdem ist der Großteil der Collembolen Hautatmer, dem sonstige spezifische Atmungsorgane fehlen.

Obwohl ich von einer Atmungsfunktion des VT. der Collembolen überzeugt bin glaube ich jedoch, daß sie im Freileben keine allzugroße Rolle spielt.

Mit dem KROGHschen Manometer wurde festgestellt, daß der VT. ungefähr ein Drittel der Gesamtatmung leistet. Die Tiere waren nach Wegnahme des VT. noch lange Zeit voll lebensfähig. Dies ist aber kein Grund, eine Atmungsfunktion des VT. ganz in Abrede zu stellen. (Künstlich der Lungen beraubte Frösche können viele Wochen lang leben, obwohl es sich hier um die Entfernung spezifischer Atmungsorgane handelt. HERTER.)

Zweifelsohne steht bei den untersuchten Collembolen die Oberflächenatmung an erster Stelle. Die Atmungsfunktion des VT. ist eine Nebenfunktion, die sich nach meiner Ansicht aus dem morphologischen Bau des Organs, der im Grunde nur für die oben beschriebenen Funktionen angelegt wurde, ergibt.

Sieht man den VT. jetzt als Ganzes, so ist er ein Organ, das eine eng begrenzte spezifische Funktion zu erfüllen hat und durchaus kein Universalorgan mehr ist. Detailliert betrachtet, kommen ihm allerdings immer noch verschiedene Einzel-

funktionen zu (Festheften, Abfangen nach dem Sprung, Schwerpunktsverlagerung, Atmung).

Für die Wasseraufnahme kommt der VT., wie meine Versuche lehren, nicht in Frage.

Da m. W. über den Wasserhaushalt der Collembolen ebenfalls noch keine Veröffentlichungen vorliegen, möchte ich darauf hinweisen, daß die von mir angewandte Versuchsmethode zur Prüfung einer Wasseraufnahme des VT. geeignet ist, auch in dieser Richtung Aufschluß geben zu können. Die in Abb. 9 gezeigte Versuchsanordnung müßte dann so geändert werden, daß das trichterförmig erweiterte Ende der Kapillare nach oben zu nochmals zu einer feinen Kapillare ausgezogen würde. Wäre diese genau graduiert, so müßte sich der Wasserverbrauch in einer gewissen Zeit bei verschiedenen Temperaturen ablesen lassen. Es wäre sicher auch interessant zu erfahren, ob sich der Wasserverbrauch der Tierchen vor und nach der Häutung ändert. Auch in verschiedener Luftfeuchtigkeit dürfte er jeweils andere Werte zeigen.

Über meine Versuche mit der Utrechter Pipette und über die Kohlensäureresistenz der Collembolen ist an dieser Stelle nichts mehr zu sagen, zumal auch hierüber noch nicht gearbeitet wurde, und sich deshalb eine Diskussion erübrigt.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Mit Hilfe einer eigens für diese Versuche konstruierten Apparatur konnte festgestellt werden, daß der VT. zum Festheften der Tiere an glatten geneigten, überhängenden und Deckenflächen dient. Hierbei sind die Endbläschen des VT. ausgestülpt und der glatten Unterlage angepreßt. Tiere, denen der VT. wegoperiert war, konnten sich dagegen auf einer glatten Glasfläche nur bis zu einem Neigungswinkel von 55° halten, ohne abzurutschen.

2. Saßen die Tiere *(Orchesella villosa, Orchesella cincta, Tomocerus vulgaris)* nach einem Sprung auf eine schiefe oder überhängende Wand fest, so hatten sie stets die VT.-Bläschen angeheftet. Operierte Tiere fielen nach einem derartigen Sprung ab.

3. Der Haftmechanismus der Endbläschen beruht offenbar nur auf reiner Adhäsion. Ich konnte ein Festheften der Endbläschen nur in genügend feuchter Umgebung beobachten. Waren die Unterlage und die Atmosphäre dagegen trocken, wurden sie nicht zum Festhalten benutzt. Da die Tiere immer in genügend feuchter Umgebung leben, ist die Eigenschaft eines Saugnapfes des VT. oder das Ausscheiden klebrigen Sekretes nicht unbedingt notwendig.

4. Ungefähr 50% aller Sprünge, die von operierten Tieren ausgeführt wurden, verliefen anomal. Die Tiere fielen aus dem Sprung heraus auf den Rücken oder die Seite. Es ist anzunehmen, daß der Verlust des VT. diese Fehlsprünge hervorruft. Offenbar wird der normale Verlauf des Sprunges dadurch gewährleistet, daß im Sprung die Endbläschen ausgestülpt werden, und dadurch der Schwerpunkt des ganzen Tieres nach der Ventralseite hin verlagert wird.

5. Springt ein Tier von der Bodenfläche zur Deckelfläche einer Petrischale, so erfolgt ein Salto um eine Achse, die zur Körperlängsachse des Tieres senkrecht gerichtet ist. Die Drehung erfolgt, nachdem das Tier mit den Antennen die Aufsprungstelle berührt hat. Schneidet man den Tieren die Antennen ab, sind sie nicht mehr in der Lage, derartige Sprünge auszuführen.

6. Der allgemein anerkannte Satz, die Sprungbewegungen seien bei Collembolen ungeregelt und ziellos, ist nur mit Einschränkung anzuwenden. Trifft ein stark gerichteter Reiz ein Tier von vorn oder der Seite, so erfolgt immer ein Sprung von der Reizquelle weg.

7. Wie meine Versuche zeigten, trifft die Behauptung, daß der VT. zur Wasseraufnahme diene, nicht zu. Vielmehr war leicht zu demonstrieren, daß die Tiere nur per os Wasser aufnehmen.

8. Eine Atmungsfunktion des VT. wurde nachgewiesen durch Versuche mit dem KROGHschen Manometer. Danach leistet der VT. etwa ein Drittel der Gesamtatmung der untersuchten Tiere. Ferner spricht das Verhalten des VT. in CO_2- und N_2-reicher Atmosphäre für eine Atmungsfunktion. In CO_2-reicher Luft werden die Endbläschen nicht ausgestülpt, dagegen war dies lang andauernd in sehr N_2-reicher Luft zu beobachten.

9. Durch Experiment (KROGHsches Manometer) und Rechnung ermittelte ich für eine *Orchesella villosa* einen Sauerstoffverbrauch von 0,0135 cmm, für *Orchesella cincta* einen solchen von 0,012 cmm und für *Tomocerus vulgaris* einen von 0,013 cmm pro Minute. Das entspricht für *Orchesella villosa* einem O_2-Verbrauch von 279 ccm pro kg Tiersubstanz in der Stunde.

10. In reinem O_2 verhielten sich die Tiere vollkommen normal; in reinem CO_2 gingen sie in kurzer Zeit ein, ebenso in reinem N_2.

11. Durch vergleichende Untersuchungen über die CO_2-Resistenz der Collembolen wurde folgendes festgestellt: Während das echte Bodentier *Onychiurus armatus* CO_2-Konzentrationen bis über 35% der Luft ohne Schaden ertrug, zeigten die Oberflächentiere *Orchesella villosa* und *Tomocerus vulgaris* schon bei 1—2% CO_2 in der Luft starke Ausfallserscheinungen.

12. Unter Wasser sind die Collembolen dank ihrer Unbenetzbarkeit von einem dünnen Luftmantel umgeben. Mit Hilfe der Utrechter Pipette konnte nachgewiesen werden, daß ihre Atmung in diesem Luftmantel nach dem Prinzip der „Physikalischen Kieme" erfolgt, d. h. der im Luftmantel vom Tier verbrauchte Sauerstoff wird durch aus dem Wasser diffundierendem O_2 längere Zeit ersetzt.

13. Die Collembolen sind in der Lage, den Sauerstoff bis zu sehr geringen Prozentsätzen O_2 der Luft auszunutzen. So war *Orchesella villosa* noch in einer O_2-Konzentration von 1,1% der Luft lebensfähig.

Literaturverzeichnis.

BONET, F. (1932), Introduccion al estudio de los colembolos. Rev. Soc. Ent. Argentina **1**, 36.

BOURLET, M. (1841), Memoire sur les Podurides. Ann. Soc. Ent. France **10**, Bull. 57.

v. BUDDENBROCK, W. und v. ROHR, G., Die Atmung von *Dixippus morosus*. Z. allg. Physiol. **20**. H. 1/2.

v. BUDDENBROCK, W., Grundriß der vergleichenden Physiologie, Teil I, 2. Aufl., Berlin.

— (1939), Grundriß der vergleichenden Physiologie, Teil II, 2. Aufl., Berlin.

DAVIES, W. M. (1928), The effect of variation in relative humidity on certain species of Collembola. Brit. I. exper. Biol. **6**, Nr. 1.

DENIS, J. R. (1923), Notes sur les Apterygotes de France. Ann. Soc. Ent. France **92**.

— (1926), Notes sur les Apterygotes. Bull. Soc. zool. France **51**.

FALKENHAN, H. (1932), Biologische Beobachtungen an *Sminthurides aquaticus*. Z. wiss. Zool., Abt. A **141**.

FRENZEL, G. (1936), Untersuchungen über die Tierwelt des Wiesenbodens. Jena.

GIESECKE, F. (1930), Das Verhalten des Bodens gegen Luft. In: E. BLANK, Handbuch Bodenlehre **6**, Berlin.

HAASE, E. (1889), Die Abdominalanhänge der Insekten. Gegenbaurs Jb. **15**.

HANDSCHIN, E. (1928), Collembola. In: SCHULZE, Biologie der Tiere Deutschlands, Teil 25.

— (1929), Collembolen. In: DAHL, F.: Tierwelt Deutschlands **16**.

HERTER, K. (1947), Vergleichende Physiologie der Tiere. Teil I u. II, Berlin.

HOFFMANN, R. W. (1904), Über den Ventraltubus von *Tomocerus plumbeus* L. und seine Beziehungen zu den großen Kopfdrüsen. Zool. Anz. **28**.

KÜHNELT, W., (1950), Bodenbiologie. Wien.

LUBBOCK, J. (1873), Monograph of the collembola and thysanura. Ray. Soc. London.

NICOLET, H. (1842), Recherche pour servir a l'histoire des Podurelles. Neue Denkschr. Allg. Schweiz. Ges. ges. Wiss. **6**.

OLFERS, E. (1862), Annotationes ad anatomiam Poduram. Dissert. inaug. Berolini.

PROWAZEK, S. (1900), Bau und Entwicklung der Collembolen. Arbeit aus dem Zol. Inst. d. Univ. Wien, T. 12.

REUTER, M. O. (1880), Etudes sur les Collemboles. I—III. Acta Soc. scient. fenn. **12**.

SCHALLER, F. (1949), Über die Bedeutung der Antennenblasen der Hypogastrunen (Collembola, Hypogasturidae). Entomon, Intern. Z. ges. Insektenkde. **13**, 1—7.

— (1952), Die „Copula" der Collembolen. Naturwiss. 39. Jahrg., H. 2, 48.

SCHLIEPER, C., Praktikum der Zoophysiologie. Jena.

STREBEL, O., Biologische Studien an einheimischen Collembolen. 1. Über Putzbewegungen. Z. wiss. Insektenbiol. **22**.

— (1928), 2. Ernährung und Geschmackssinn bei *Hypogastrura purpurascens*. Ibid. **23**.

— (1929), Biologische und physiologische Untersuchungen an *Hypogastrura purpurascens* und *Sminthurinus niger*. Zool. Anz. **84**.

— (1932), Beiträge zur Biologie, Ökologie und Physiologie einheimischer Collembolen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **25**, 31—153.

— (1938), Zur Biologie des *Tomocerus vulgaris*. Konowia **17**, 272.

SOMMER, A. (1885), Über *Macrotoma plumbea*. Z. Zool. **41**.

SCHÖTT, H. (1893), Zur Systematik und Verbreitung paläarktischer Collembolen. Königl. Svensk. Vet. Akad. Hdl. **25**.

TULLBERG, T. (1871), Sveriges Podurider. Ibid. **10**.

WEBER, H. (1933), Lehrbuch der Entomologie. Jena.

WIGGLESWORTH, V. B. (1950), The principles of insectphysiology. London, Fourth edition.

WILLEM, V. et SABBE, H. (1897), Le tube ventral et les glandes c phaliques des Sminthues. Ann. Soc. Ent. Belgique, Bruxelles, T. **41**.

— (1900), Recherches sur les Collemboles et les Thysanoures. Mem. couronn s des sav. Etr. Acad. Belgique.

Anhang:

SEDLAG, U. (1951), Untersuchungen über den Ventraltubus der Collembolen. Wiss. Z. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg, Jg. I, H. 1/2.